

課題名	4D-1104 天草・島原沿岸の地域連携型保全に向けた干潟ベントス群集とその生態系機能に関する研究
課題代表者名	玉置 昭夫 (長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科・水産科学領域・海洋資源動態分野・海洋ベントス生態学研究室・教授)
研究実施期間	平成23～25年度
累計予算額	108,726千円(うち25年度32,278千円) 予算額は、間接経費を含む。
本研究のキーワード	干潟、保全、ベントス、基質攪拌、種多様度、浄化機能、浮遊幼生、メタ個体群、栄養塩、ボトムアップ過程

研究体制

天草・島原沿岸の地域連携型保全に向けた干潟ベントス群集とその生態系機能に関する研究(長崎大学)

研究概要

1. はじめに(研究背景等)

環境省は2011年3月、「海洋生物多様性保全戦略」を策定した。この中には、生物多様性条約第10回締約国会議で決定された「愛知目標」を踏まえ、海洋の生物多様性の保全を総合的に推進するための基本的な方針が掲げられている。本目標における20個の個別目標のうち、海の生物多様性に関わるものの一つとして、『生物多様性と生態系サービスのために特に重要な区域を含む沿岸及び海域の少なくとも10%の保護地域システムやその他の効果的管理による保全』が謳われている。このような区域は海洋保護区と呼ばれる。本研究は、海洋保護区のうち、干潟を含む沿岸域に設定すべきものを対象とした。

海洋保護区の定義は国際的にほぼ同様であるが、実態は国ごとに異なっている。沿岸水塊は内湾や外海などの地形要素で分けられるものの、物質と生物はこれらの間を行き来する。また、陸と海の相互作用もある。そのため、上記の「保全戦略」は、海洋保護区間の連結性の観点に立った生態系アプローチを採るべきことを提言している。また、全国の『重要海域』を抽出することも提言しており、環境省で検討が進められている。ここでは、各海域それぞれに固有な事象と過程が具体的にどのように重要であるのかを明らかにしていく必要があるだろう。

実質的な沿岸保護区の設定に向けてまず行うべきことは、沿岸保全に関わっている当事者(漁業従事者、一般住民、国と地方公共団体の環境・水産・国土の各政策決定者など)の間で、個別の海域で起こっている事象と過程、及びその範囲について共通の理解を深め、それぞれが保全について抱いている前提(観点あるいは価値観)の違いを明らかにすることである。そのうえで、科学者が担うべき課題が明確になる。科学とは特定の前提とその下で起こる結果・予測とをセットとして提示していく営みである。これまでの海洋保護区設定の検討では、このような課題提起の仕方は必ずしも十分には取り上げられてこなかったように思われる。本研究は西九州中部の沿岸を対象海域とし(図1)、海岸線に沿って点在する干潟とそこに棲む生物がもつ価値に関する幾つかの観点を挙げ、それらを踏まえた基礎的研究を実施した。この結果に基づき、それぞれの観点对応する保全施策について提言した。さらに、海域全体が生態系のどのような特性において『重要』であるのかを明らかにした。

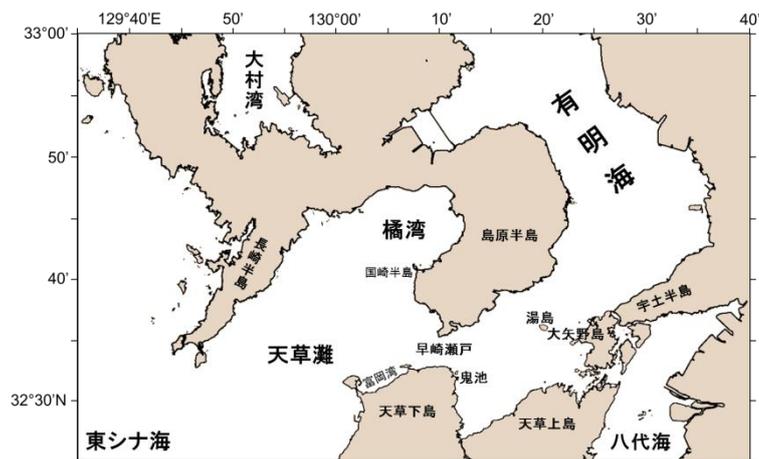


図 1. 本研究の対象海域:有明海の湾口部側1/3の区域から、早崎瀬戸を経て、橋湾と天草灘にまで及ぶ東西50kmの沿岸域。干潟では、天草下島の富岡湾にある砂質干潟(富岡湾干潟)を中心の研究対象とした。

2. 研究開発目的

有明海湾口部から西方の天草灘までの海域を対象とし、海岸に点在する砂質干潟のベントス群集とベントス浮遊幼生が育つ沖合の全体を保全すべき根拠を示すこと、また、保全の観点ごとに重要度が異なる干潟を抽出することを最終目標とした。その観点には、特に、ベントス群集の種多様度と群集がもつ生態系機能のどちらを重視するのか、どの年代の干潟が望ましいのかが含まれる。目標に向けて、長崎大学に所属する5名が、以下に示す海域固有の状況と具体的な未解明の課題を踏まえた基礎的研究を実施した。担当者の氏名とその担当項目内容は、「3. 研究開発方法」及び「4. 結果及び考察」を通して、それぞれの細分項目(1)～(5)に記した。

干潟ベントス群集では、巣穴に棲み、基質攪拌作用が強い十脚甲殻類(ハルマンスナモグリ;以下スナモグリ)が優占している。本種は他の優占種である巻貝(イボキサゴ)と付随種を局所的に絶滅させ、種多様度を下げる。その一方でスナモグリは有機物の分解無機化(浄化機能)を強めている可能性があり、これを定量的に明らかにすることを目指した。最近、海域ではアカエイが増え、スナモグリを捕食するために干潟に穴を多数開けている。エイが及ぼす可能なトップダウン効果には、スナモグリ減少に伴う巻貝の復活と干潟の浄化力低下が含まれる。しかしエイによる底質攪乱の大きさは不明であったので、干潟を広範囲にわたって空撮し、基質攪拌量の分布を把握することを目指した。スナモグリと巻貝はそれぞれ長期間(4週間)と短期間(数日間)の浮遊幼生期をもち、この間の流れによる輸送過程が局所個体群の連結性と消長に影響を及ぼす。計算機に海水流動場を再現し、粒子の移動経路を調べることで、個体群間の幼生の授受関係を推定することを目指した。その結果に基づき、それぞれの種のメタ個体群の存続にとって重要と考えられる干潟のセットを抽出した。また、海水温上昇によって、特に長期浮遊型の幼生の発育期間が短くなり、潮汐周期に合わせた干潟への回帰時期が狂う可能性があるため、スナモグリ幼生の発育期間の水温依存性を確かめる室内実験を行った。一般に長期浮遊型のベントス幼生は浮遊生物食である。これまで幼生を室内飼育する場合、小型動物プランクトンの大量給餌が常法であった。このことから、幼生は野外でもカイアシ類等を食べる二次消費者であると推測されてきたが、実態は不明である。スナモグリ幼生の口部形態と消化管内容物の観察、安定同位体比解析を組み合わせることで、水界栄養段階での幼生の帰属を明らかにすることを目指した。また、有明海～天草灘間の海域では、内湾・外洋・陸棚底層水に起源をもつ栄養塩の供給があることが分かっている。これに伴うボトムアップ過程がベントス幼生の生残とどのように関わっているのかを追究することも目指した。上記海域の北側にある橘湾では、海底温泉由来の還元性化学物質と底層の貧酸素水が幼生に負の影響を及ぼしうる。スナモグリ幼生についてこの可能性を明らかにすることを目指した。さらに、これに関連して、本湾の海岸にあるわずかの干潟を保全することの意義を検討した。

3. 研究開発方法

(1) 玉置昭夫

スナモグリとイボキサゴの各幼生の輸送による干潟個体群間の連結構造を明らかにするため、Princeton Ocean Model により、計算機上に対象海域の流動場を再現した。計算に必要な環境変数は公開データベースから取得した。この流動場の主要干潟に幼生粒子を初期配置し(スナモグリ計14000個;イボキサゴ計5000個;それぞれの局所個体群サイズに比例配分)、その後の輸送経路を追跡した。水柱における幼生の鉛直移動様式も取り入れた。最終齢期の幼生粒子が到着する干潟の範囲を設定し、そこに入った粒子を計数した。生残率は、スナモグリでは100%、イボキサゴでは経過日数の関数(室内飼育結果を反映;生残は9日間まで)とした。

海水温上昇がスナモグリ幼生の発育期間を及ぼす影響を調べるため、室内飼育実験を行った。設定水温は先行研究の結果(水温21℃で実施)に基づき、幼生の平均生息水深の最高値の24℃、生息水深下限の18℃、生息水深上限よりやや上方の25.5℃、水柱表層の27℃とした。ゾエア幼生には、S型ワムシとアルテミア・ノープリウスを飽食条件で与えた(最終齢期幼生(デカポディッド)は摂餌しない)。

アカエイのスナモグリ捕食活動に伴って、富岡湾干潟で1日間に生成される摂餌痕の分布を把握するため、2012年夏季の大潮干潮時に、2日間連続の空撮を実機ヘリコプターにより実施した。空撮域は干潟北西端の11haの区画に設定した。地表では、地形測量とスナモグリ密度調査も行った。また、干潟上を歩いて見出された新鮮な摂餌痕について、最深部の深さ-面積回帰式・体積-面積回帰式を確立した。空撮で得られた正射投影カラーモザイク画像を解析し、1日間に生成された摂餌痕の面積頻度分布を求めるとともに、個々の面積に対して上記の回帰式を適用し、掘られた深さと掘り出された砂の体積を推定し、これらの密度分布を把握した。

(2) 鈴木利一

ベントスの浮遊幼生として、夏季の天草灘に出現するスナモグリのゾエア幼生に着目し、幼生の食性と餌となるプランクトン分類群を把握すると同時に、ゾエア幼生が存在する現場海域において餌の生物量が不足するか否かを把握しようと試みた。食性を把握するために、ゾエア幼生の口部と口部周辺付属肢のプレパラートを作成し、生物顕微鏡の油浸対物レンズや走査型電子顕微鏡を用いて、構造や形態を詳細に観察した。また、消化管内容物を把握するために、幼生の体組織を透明化するプレパラートを作成し、消化管内に存在する餌生物の残

骸を光学顕微鏡で透かしながら観察した。ゾエア幼生の摂餌行動や餌収集能を把握するために、天草灘で採集した個体を生かしたまま研究室に持ち帰り、実体顕微鏡と生物顕微鏡下で幼生の行動を観察・録画した。顕微鏡の視野内にゾエア幼生を留めるために、幼生の背面に瞬間接着剤で毛髪を接着し、動きの範囲を制限した。また、ゾエア幼生が不規則に暴れるのを抑えるために、可視光ではなく赤外線照明下で観察・録画した。録画した動画をコマ送りにし、水流の動きや個体の行動を追跡した。天草灘におけるゾエア幼生の餌生物の量を把握するために、珪藻で主に構成される微小プランクトンに着目し、その生物量を調査した。2011年および2012年の夏季に、長崎大学練習船鶴洋丸航海にて、天草灘の定点で各層採水によりプランクトンを採集した。採集したサンプルを倒立顕微鏡下で観察し、出現プランクトンの個体サイズを計測して総生物体積を把握した。

(3) 梅澤 有

スナモグリゾエア幼生期の主要な生育場である天草灘海域において、一次生産者の生育を支える栄養塩の供給源、および供給過程の解析と、ゾエア幼生がデカポディッド期に達するまでの浮遊生活時期(約1カ月間)の生育を支える餌資源の解析を目的とした低次食物網の把握を行った。2011~2013年の4~9月に、長崎大学練習船鶴洋丸航海にて、天草灘から島原湾にかけて(2013年のみ湾奥部まで)物理構造と栄養塩環境の解析のため、CTD観測、及び、化学成分[栄養塩、溶存・懸濁態有機物(炭素・窒素安定同位体比を含む)、硝酸の安定同位体比]分析用の海水試料の採取を行った。また、溶存・懸濁態有機物の栄養塩への再生速度は、暗所培養によって見積りを行った。ゾエア幼生を中心とした食物網解析では、胃内容物解析に加えて、安定同位体比解析は時間積算的な解析を行う上で有効な手法である。そこで、現場で採集した各成長ステージのゾエア幼生と、その餌候補有機物(植物プランクトン、動物プランクトン、沈降有機物)の炭素・窒素安定同位体比分析を行った。さらに、(1)食物連鎖に伴う同位体分別係数は、生物によって大きく違いがあることが想定されるため、珪藻とワムシのそれぞれを餌として与えたゾエア幼生の培養実験を行うことによって濃縮係数を求めた。続いて、(2)ゾエア幼生のアミノ酸の窒素安定同位体比解析を行い、ゾエア幼生の正確な栄養段階を求めた。また、(3)植物プランクトンの劣化・分解に伴う同位体比変動を調べるために、植物プランクトン極大層で採取した有機物の暗所分解実験を行い、炭素・窒素安定同位体比の時間変動をモニターした。最終的に、これらの実験結果を、現場の安定同位体比データ解釈に適用して解析を行った。

(4) 武田 重信

橋湾の湾奥部は、湾入した海岸地形により渦流が発生し、スナモグリ幼生が滞留し易い場所である。しかし、水深が30~40mで、海底が後期齢幼生の平均生息水深より浅いうえに、雲仙普賢岳に由来する温泉水と還元性化学物質が地下から湧出する場所でもある。また、夏季に底層水が貧酸素化する傾向にあることも指摘されている。これらの物理・化学的要因が幼生にとって致命的に作用するとの“スナモグリ幼生の墓場仮説”を検証するため、温泉水や海底湧水の拡散状況と橋湾奥部の生物・化学的な場を把握するとともに、底層付近の海洋環境や植物プランクトン活性とスナモグリ幼生の分布との対応関係について総合的な解析を行った。現場調査は平成23~25年の5~9月に、長崎大学練習船鶴洋丸航海にて、橋湾奥部の12測点で月1回の頻度で行った。硝酸塩センサーと水中クロロフィル可変蛍光光度計を搭載したCTD-ロゼット採水等により、水温、塩分、クロロフィル、溶存酸素、栄養塩濃度、二価鉄イオン、光合成活性の潜在能力の指標であるFv/Fm値等の鉛直分布を測定するとともに、プランクトンネットを用いた浮遊性ベントス幼生の採集、採泥器による海底堆積物採取、計量魚群探知機による音響探査、水中ビデオカメラ観察等を実施した。

(5) 和田 実

スナモグリの高密度個体群は干潟底質の好気性細菌を増やすことで、有機物の分解無機化を促進し、浄化機能を強化している可能性がある。富岡湾干潟におけるスナモグリ個体数密度の分布は一様ではなく、低密度帯(50個体 m^{-2} 未満)、中密度帯(50個体 m^{-2} 以上、100個体 m^{-2} 未満)、および高密度帯(100個体 m^{-2} 以上)に分けられる。干潟の南東側から北西側にかけて各密度帯を通るように岸から沖に向かう4本の測線を設け、2011年から2013年の4月から12月にかけて合計11回、巣穴を含む堆積物、巣穴を含まない堆積物、およびアカエイがスナモグリを索餌・捕食した後に形成されるマウンド(摂餌痕)の堆積物を採取した。得られた堆積物試料の有機炭素含量および全細菌数を測定するとともに、微生物群集DNAを抽出し、細菌群集のリボソームRNAオペロンに存在するITS配列断片(rITS)長多型解析(ARISA)および16SrRNA遺伝子配列のクローニングによる細菌群集構造解析を行った。ARISAでは、固有の長さを持つrITSを操作上の分類単位(OTU)として、その出現数と相対的なシグナル強度をもとに細菌種の豊かさを評価した。またアンモニア酸化細菌のamoA遺伝子の配列解析、およびコピー数の定量を行うとともに、in vivo ETSA手法により微生物群集呼吸活性を見積もった。さらに、富岡湾干潟のスナモグリを室内で飼育し、巣穴および非巣穴堆積物を採取して、野外調査と同様の項目について定量解析を行うとともに、個々の堆積物粒子に付着する細菌数を直接定量した。

4. 結果及び考察

(1) 玉置昭夫

スナモグリ局所個体群間の幼生粒子の輸送結果では、富岡を出発し鬼池に到着した粒子が1004個で最も多く、次いで大矢野を出発し鬼池に到着した粒子が319個であった(地名は図1参照)。鬼池には12カ所の干潟から粒子が到着しており、本海域最大の受給地であった。ここに粒子が集中したのは、鬼池が早崎瀬戸を通る潮流の強い流れを受ける場所であり、さらに瀬戸の地形が粒子を収集しやすい形であったためと考えられた。このほか、粒子の輸送が多くみられた干潟は、富岡→天草下島東岸(135個)、富岡での自己回帰(48個)、天草下島東岸の中部→最南端(47個)、富岡→宇土半島西部(30個)、天草下島東岸の最南端での自己回帰(29個)、天草下島東岸の中部→鬼池(24個)であった。このように幼生粒子輸送による局所個体群間のネットワークは、主に熊本県側の個体群によって構成されていることが示された。また、スナモグリのメタ個体群を保全するためには、富岡・鬼池を含む天草下島の東岸・大矢野島の干潟が重点的な対象となることが示唆された。

イボキサゴ幼生粒子の輸送結果については、各干潟から出発した粒子のうち、到着した干潟(自己回帰を含む)とかがった日数は以下のものであった。(1)富岡出発の粒子:3-8.6日間で鬼池・天草下島東岸に到着。また、富岡湾に戻った粒子は外に出ることはなく、0-2.6日間で同湾の干潟に到着。(2)鬼池出発の粒子:3-12.9日間ですべての干潟に到着。(3)天草下島東岸の北部出発の粒子:2.9-11.1日間ですべての干潟に到着。(4)天草下島東岸の中部出発の粒子:3-4.7日間で東岸の最南端以外の干潟に到着。(5)天草下島東岸の最南端出発の粒子:ごく一部が富岡に6.6日間で到着。かつて富岡湾干潟個体群が絶滅・回復したとき、幼生供給の鍵を握っていたのは、到達量の多さ・到着期間の短さの点で、天草下島東岸の中部の干潟であったと推測される。それに次いで北部の干潟も重要であっただろう。最大個体群サイズを有する天草下島東岸の最南端の干潟からは到達量が少なく、期間が長いことが難点である。しかし、本干潟からは、少し北側に位置する干潟に幼生が有効に供給されていた。したがって、面積は小さくとも、天草下島東岸の最南端と富岡との中間にある干潟も幼生輸送の経由地として保全する意義があるといえよう。

スナモグリの抱卵個体からゾエアI期幼生の放出後、デカポディッド期幼生の出現ピークは、21°C・24°Cでは30日目、18°Cでは46日目、25.5°Cでは26日目、27°Cでは23日目であった。デカポディッドの期間は3~4日間であり、脱皮して幼稚体となる。野外ではこの期間中に天草灘から富岡湾干潟に回帰する必要がある。野外では雌個体群からのゾエアI期幼生の放出ピークは大潮の中日と同期しており、幼生の生育場所である天草灘での平均生息水深(40 m)の水温21~24°Cでは、ちょうど2回後の大潮の中日(29日後)にデカポディッド幼生の出現が同期していることになる。このとき強い上げ潮流を利用できるので、高回帰率もたらされると考えられる。25.5°Cでは幼生の発育期間が短くなった。デカポディッド幼生にとって小潮~中潮時の弱い上げ潮流しか利用できないことになり、回帰率が低くなることにつながりうる。今後の海水温の上昇は、スナモグリ個体群の衰退と干潟ベントス群集の大きな変化をもたらす可能性がある。

富岡湾干潟の空撮域で1日間に生成されたアカエイの摂餌痕の総数は18103であり、個々の面積は243-17700cm²(範囲)と1060±816cm²(平均±標準偏差)であった。摂餌痕面積(A, cm²)の頻度分布は6群(G1-G6)に分けられた:G1 [A ≤ 500, N(摂餌痕数) = 3159(全体の17.45%)]; G2 [500 < A ≤ 1000, N = 7397(40.86%)]; G3 [1000 < A ≤ 2000, N = 6275(34.66%)]; G4 [2000 < A ≤ 4000, N = 1066(5.89%)]; G5 [4000 < A ≤ 6000, N = 136(0.75%)]; G6 [A > 6000, N = 70(0.39%)]. 面積値の平均±標準偏差はG1からG6まで順に、383±72、744±141、1353±258、2573±497、4788±546、8383±2250であった。摂餌痕を同一面積の円に変換すると、各群の平均値は直径値(cm)として以下のように表される:G1(22); G2(31); G3(41.5); G4(57); G5(78); G6(103)。摂餌痕は干潟全体に広く分布していた。全G群の個数密度の平均±標準偏差と最大値は、16.5±8.4と59.0個100m⁻²であった(10m四方のグリッド・セルが区画単位;総数は1187個)。特に大型のエイ群は干潟の低潮帯を中心に摂餌していた。最小のエイ(G1)は広範囲の標高で、高い餌密度の場所に対する強い選択性を示したのに対し、最大のアカエイ(G6)は低標高と低餌密度の場所に対する強い選択性を示した。これら2群の間で個体成長に伴う推移がみられた。G2・G3間では標高と餌密度に対する選択性は弱かったが、顕著な転換がG4で起こり、低標高に対する強い選択性が広範囲の餌密度に対してみられた。低潮帯は砂層の厚さが薄く、そこは基質下部まで掘り返される。スナモグリは繰り返し捕食されることで、密度が低くなり、ここに(スナモグリに有害される)巻貝幼生が加入する余地が生じる。また、スナモグリの基質攪拌に伴う底質酸化力は低下し、還元層が発達していた。エイによる1日あたりの基質攪拌速度(掘り起こされた面積と体積の各密度)は126.1cm²m⁻²~276.9cm²m⁻²及び537.2cm³m⁻²~1058.9cm³m⁻²の範囲にあった。比較的狭い範囲に収まっていたのは、中程度の個体当たり基質攪拌力をもつG2・G3群が個体群で卓越し、干潟で広く分布していたためである。

(2) 鈴木利一

スナモグリゾエア幼生の口部付属肢のうち、第二小顎には植物プランクトンを濾過するのに適している数ミクロン間隔の網目構造をもった刺毛が存在していた。また、第二小顎と口の間位置する第一小顎には、太くてしっ

かりとした刺毛があり、珪藻等を支えるようにして口に導いている状態の標本が観察できた。大顎に備わっている門歯は脱皮直後には鋭いものの、次の脱皮の直前までには鈍くなっていた。脱皮間隔の数日間に門歯の摩耗が進んでいたことから、硬い被殻を持つ珪藻プランクトンを定常的に食べている可能性が考えられた。大顎の歯の構造は細かく鋸歯状となっており、草食性の浮遊カイアシ類の歯の構造と類似していることが明らかとなった。

ゾエア幼生の消化管内容物中には、様々な分類群に属する珪藻の被殻や被殻断片が存在していた。また、消化管の中に内容物が存在していると確認されたゾエア個体のうち、ほぼ全ての個体で消化管内容物中に珪藻の被殻や被殻断片が確認できた。これらのことから、ゾエア幼生は現場海域において、珪藻プランクトンを恒常的に摂餌していると考えられた。細長い羽状目珪藻を、下唇の二股にはさみながら飲み込んでいる標本もあり、ゾエア幼生の口部形態は細長い形状を有する珪藻の摂餌に適していることも考えられた。

ゾエア幼生の行動を解析すると、第二顎脚から第五胸脚までの付属肢が激しく動き、これらの動きが水流を引き起こしていることが分かった。個体の腹面側では、前方から後方へ向かう水流の速度が大きく、付属肢を通過する時は最大で 13 mm s^{-1} を記録した。この通過速度と、濾過を行うことができる付属肢の断面積(0.73 mm^2)から、ゾエア幼生の濾過する能力を計算すると $820 \text{ mL indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ となった。珪藻で主に構成される微小プランクトンの総生物体体積は、 $3.8 \times 10^4 \sim 9.6 \times 10^6 \text{ } \mu\text{m}^3 \text{ mL}^{-1}$ であり、調査時ごとの変動は大きくなっていた。この生物量とゾエア幼生の濾過能力より、現場海域におけるゾエア幼生1個体あたりの餌の収集能を計算すると、 $3.1 \times 10^7 \sim 7.9 \times 10^9 \text{ } \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ となった。

天草灘に出現するスナモグリゾエア幼生は、I期からIV期に至るまで、脱皮ごとに個体サイズが大きくなる。個体体積でみたサイズの増加率に、個体体積を掛け合わせ、総成長効率で除すると、ゾエア幼生1個体の1日当たりの餌要求量を計算することができる。ゾエア幼生VI期の場合、餌の要求量は $2.6 \times 10^8 \text{ } \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ と計算された。この値は、現場海域におけるゾエアVI期の餌収集能の値よりもしばしば大きく、天草灘に生息するスナモグリゾエア期の浮遊幼生は、高い頻度で餌不足の状況にさらされていると推測された。そして、珪藻に代表される微小プランクトンの現存量の大小は、幼生の生き残りを左右する重要な要因の一つであると考えられた。

(3) 梅澤 有

スナモグリ幼生の主要な餌生物と考えられる植物プランクトンの生産を支える栄養塩の起源として、主要な起源によって値が異なる硝酸の窒素安定同位体比(陸水～有明海奥部海水： $\delta^{15}\text{N} = 8 \sim 12\text{‰}$ 、天草灘底層水： $\delta^{15}\text{N} = 3 \sim 6\text{‰}$ 、湿性降水物： $\delta^{15}\text{N} = -2 \sim 2\text{‰}$)を利用することにより、幼生の生息海域には、陸水・外洋底層水、大気降水物などの多様な起源をもつ栄養塩が、系外から、季節的に異なる寄与率で変動しながら新規流入していることが分かった。また、新規の栄養塩供給だけでなく、全有機物(懸濁態有機物・溶存態有機物)の暗所分解実験を通して再生栄養塩量を明らかにした結果、有明海の湾奥部では、全有機物からの溶存無機態の窒素、リンの生成量(一次生産の要求量に対する寄与)は、 $1.82 \text{ } \mu\text{mol-N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ($8.3 \sim 29.0\%$)、 $0.17 \text{ } \mu\text{mol-P L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ ($12.3 \sim 43.5\%$)と見積もられた。天草灘海域では、栄養塩量、全有機物量ともに、湾奥部に比べて低い濃度をもつが、栄養塩量に対する再生栄養塩量は相対的に高く、栄養塩供給という点で、さらに頑強に支えられている安定した生態系であることを明らかにすることができた。気候変動が起きることによって降水量が増減するため陸域や大気降水物由来の栄養塩流入量が増減したり、エスチュアリー循環や東シナ海の東側の沖縄トラフを北上する黒潮分岐流の強さが変化したりすることで、底層から貫入する底層水の量が増減するなど、栄養塩供給量には変化が生じることになるが、本海域は、このような気候変動等の環境変化に対して、栄養塩供給の点では、脆弱でないことが示唆された。

スナモグリのゾエア幼生に関わる食物網解析のため、本研究の1年目では、天草灘海域において、幼生と、その餌資源候補である植物プランクトンや動物プランクトンの安定同位体比を、一般的な栄養段階の濃縮係数を用いて解析したところ、餌資源を突き止めることができなかった。しかしながら、(1)現場のゾエア幼生のアミノ酸(フェニルアラニンとグルタミン酸)の窒素安定同位体比解析の結果、幼生の栄養段階が2.1(つまり植物プランクトンを主食としている)と見積もられたこと、(2)ゾエア幼生の飼育培養実験で、植物プランクトンのみでゾエア期がデカポディッド期まで成長することを確認し、植物プランクトン捕食時の濃縮係数($\Delta \delta^{13}\text{C} = 1.9\text{‰}$ 、 $\Delta \delta^{15}\text{N} = 1.7\text{‰}$)を現場の安定同位体比解析に用いたこと、さらに、(3)生食食物連鎖だけでなく、デトライタスの寄与を仮定して、植物プランクトンの分解に伴う同位体比変動($\Delta \delta^{13}\text{C} : -0.07 \sim -0.22 (\text{‰}/\text{day})$ 、 $\Delta \delta^{15}\text{N} : -0.18 \sim -0.45 (\text{‰}/\text{day})$)を明らかにして現場の安定同位体比解析に用いたことで、現場のゾエア幼生が、植物プランクトンもしくは、その分解過程の劣化有機物を利用して生育していることを、化学分析の観点からも矛盾なく示すことができた。

(4) 武田重信

温泉水や海底湧水に含まれる還元性化学物質がベントス幼生に致死的に作用するとスナモグリ幼生の墓場仮説を検証するため、還元性化学物質・微量金属貧酸素水塊等の動態を解明し、ベントス浮遊幼生の個体群の拡大・縮小に及ぼす影響の評価を行った。その結果、橘湾奥部の小浜温泉沖では、水深30 m付近の海底

の複数カ所から噴気が起きており、海底表面には多数の小孔が存在することが発見され、そこには周囲と異なる特徴的な化学組成をもつ堆積物の存在が明らかになった。また、還元性化学物質である二価鉄イオンを指標にして海底湧水の拡散状況を推測したところ、小浜周辺が海底湧水の中心的な領域となっていること、海底湧水は湾内の反時計回りの渦流に乗って北西方向へ輸送されながら拡散していることが示された。温泉水や海底湧水に含まれる還元性化学物質の拡散は小浜沿岸域の底層付近に限定されていたことから、橘湾内に広く分布するベントス浮遊幼生に還元性化学物質が直接影響を及ぼす可能性は低いと考えられた。貧栄養な初夏には、海底湧水が局所的な栄養塩の供給源となって、植物プランクトン増殖に寄与していた可能性も示された。

橘湾奥部では、6月頃に有明海由来の栄養塩を含む海水が湾奥部の表層から中層付近に流入し、その栄養塩供給を受けて珪藻など大型種を主体とする植物プランクトンの活発な増殖が見られた。橘湾には大規模な河川水の流入が無いことから、成層の強まる夏季には湾内表層水の栄養塩濃度が枯渇しやすい傾向にあったが、湾の南側では成層が弱まっていて、早崎瀬戸で鉛直混合された水塊が分布しており、この栄養塩濃度の比較的高い混合水が等密度面に沿って湾奥部の中層に入り込んでいたことと、底層付近での有機物分解に伴って再生したアンモニウム塩を始めとする高濃度の栄養塩が存在していたことにより、夏季の中層付近においてクロロフィル極大層が維持され、ベントス浮遊幼生の餌資源となっていたことが明らかになった。一方、夏季の橘湾奥部の海底付近には、高塩分・低水温の水塊が常に認められ、反時計回り残差流の中心部にあたる湾奥中央付近にドーム状に集積していた。この海底付近に滞留していた高密度水中では、中層で植物プランクトンにより生産された有機物が沈降・分解されることにより、溶存酸素濃度が 1.4 mL^{-1} 程度まで低下し、貧酸素化していた。

スナモグリ幼生は湾内に広く出現したが、分布パターンは均一ではなく、湾奥中央や奥部に集中する傾向が見られた。これは、反時計回りの残差流の影響を受けて、その中心付近に幼生が集められたことに起因すると推測される。出現個体の成長段階については、ゾエアⅠ期からⅢ期までの初期段階の幼生が7割前後を占めていたものの、成長段階の進んだ個体も多くの測点で出現した。スナモグリ幼生の生残の適水温域である 21°C と比較して、橘湾奥部の水温 $22\sim 23^{\circ}\text{C}$ とやや高かったものの、幼生が十分に生残できる環境にあったと判断される。表・中層だけでなく、溶存酸素濃度の低い底層付近にも幼生は分布しており、現場の溶存酸素濃度はスナモグリ浮遊幼生の分布水深を決定づける主な要因にはなっていなかったと考えられる。スナモグリのゾエア幼生Ⅰ期とⅡ期の貧酸素への耐性について室内実験により検討した結果、橘湾の海底直上で観測された $1.4\sim 1.5 \text{ mL}^{-1}$ 程度の溶存酸素濃度には耐えられることが確認された。

以上のように、橘湾奥部の海洋環境としては、水温がやや高めであるものの、餌資源となる植物プランクトンの存在量や光合成活性は大きく、幼生は十分に成長し得ると判断され、スナモグリ幼生の墓場仮説は否定された。ただし、成長した幼生の干潟への回帰に際して、湾奥部の反時計回りの残差流や、高水温に伴う成長と潮汐周期のずれが妨げになる可能性があることから、幼生輸送のシミュレーションモデルによって橘湾奥部にわずかに存在する干潟の役割を確認し、保全方法を策定していくことが必要である。

(5) 和田 実

富岡湾干潟におけるスナモグリの同じ分布密度帯において、スナモグリの巣穴壁を含む堆積物の細菌群集構造は、巣穴を含まない部位の細菌群集構造と有意な差はなかった。しかし、低密度帯の細菌群集構造は、中・高密度帯のものとは有意に異なることが示された。この結果は干潟において堆積物細菌群集構造の受ける影響が、スナモグリの生息密度に応じて変化することを示唆するとともに、生息密度が50個体/平方メートルを超えると、その影響には顕著な違いがみられなくなる可能性を示している。また、そうした細菌群集構造は季節的に変化するだけでなく、1日単位でも有意に変動することが示された。細菌群集の季節変化のうち、種の豊かさをあらわす多様性指数は夏に高く、秋から冬にかけて低い値をとる一方で、巣穴と非巣穴間の類似度は逆のパターンを示した。その変動要因として水温の関与が示唆されるとともに、冬季に卓越する北風が波浪によって干潟表面の攪乱を強化し、細菌群集構造に影響を及ぼす可能性も示された。富岡湾干潟の環境浄化機能を評価する指標の1つとして、堆積物粒子上の還元性物質による潜在的な酸素消費活性を求めたところ、スナモグリの分布密度と有意な負の相関を示すことを見出した。これはスナモグリによって干潟表層堆積物が好氣的に保たれ、干潟における好氣的な有機物分解をスナモグリが促進することを示唆している。また、16S rRNA遺伝子配列解析によって、富岡湾干潟の細菌群集のうち約半数はプロテオバクテリアで占められ、特にガンマプロテオバクテリアが優占することが示された。細菌群集の門レベルの組成は季節(夏と冬)と、スナモグリの分布密度帯による顕著な違いを示さず、概ね一定の組成を維持していた。アンモニア酸化酵素遺伝子 *amoA* の配列解析から、富岡湾干潟の広い範囲にわたって β プロテオバクテリアに属する特定のアンモニア酸化細菌が優占的に存在していることが示唆され、富岡湾干潟の窒素循環に重要な働きを担っていると考えられた。これらの一連の結果から、本干潟における細菌群集の構造と機能は、スナモグリの存在とともに、水温や波浪などの非生物学的な環境要因によって大きな影響を受けるが、その優占的な構成種の系統は門レベルでほぼ一定であることが示唆された。

一方、スナモグリの室内飼育実験により、巣穴壁を構成する堆積物粒子には非巣穴部分よりも有意に多くの

細菌数が付着することが示され、スナモグリの活動が堆積物粒子上の細菌の増殖を促進する直接的な証拠が得られた。スナモグリの巣穴近傍の砂粒において、全微生物群集呼吸活性に対する好気性細菌の相対的な寄与が大きくなるとともに、スナモグリの影響を受けない堆積物粒子のものとは明確に異なる細菌群集構造が発達することも確認された。また同一水槽内で非巣穴と巣穴の部位の差は有意ではなく、現場では巣穴と非巣穴の細菌群集構造に有意差が見られなかった結果とも合致した。スナモグリの基質攪拌の影響は、少なくとも巣穴から10-20cm程度離れた堆積物粒子にまで及び、巣穴の近傍と類似した環境を作り出す可能性が考えられた。

以上のように、富岡湾干潟は1カ月程度の時間スケールでは有機物含量や細菌現存量などにおいて見かけ上変化が少ないものの、干潟表面における大型海藻類の漂着や、付着藻類などに起因する、より短い時間スケールでの有機物供給に呼応して、堆積物中の細菌が活発に有機物を分解・無機化し、その現存量および群集構造が変化する極めて動的な場であることが示唆された。富岡湾干潟の細菌群集組成は、門レベルで見ると欧州や北米の砂質干潟におけるこれまでの報告と同様に、プロテオバクテリアが優占的であり、スナモグリの強い基質攪拌作用のもとで炭素および窒素循環において重要な役割を担っていることが示唆された。今後、砂質干潟の生態系機能(サービス)を、より定量的に評価するために、さまざまな時間空間スケールでの現場調査とスナモグリの飼育実験を組み合わせた、継続的な取り組みが必要である。

5. 本研究により得られた主な成果

(1) 科学的意義

以下の1)~5)は、「3. 研究開発方法」及び「4. 結果及び考察」の(1)~(5)とそれぞれ対応している。

1) 玉置昭夫

海岸に棲む多くのベントスは浮遊幼生を沖合に放出し、それが一定の割合で成体の局所個体群に回帰することでメタ個体群を維持している。このとき、幼生の輸送を介した局所個体群の連結構造を推定することが、重点的に保全すべき成体の生息場所を抽出する基礎となる。幼生輸送の数値実験により、有明海灣口部~橋湾~天草灘におけるイボキサゴとスナモグリの局所個体群の連結構造を推定することができた。

海岸ベントスのうち、特に外海に幼生を放出するスナモグリのような種は、幼生の放出と回帰における輸送に大潮の強い流れを利用している。幼生の発育期間が大潮周期と一致していることを、野外水柱における幼生の生息深度の水温下で飼育することで実証した。さらに、飼育水温を変化させた実験により、海水温の上昇は幼生の発育期間を短縮させることで回帰率を下げ、個体群を衰退させる可能性があることを指摘した。

近年、世界の温帯域沿岸でエイ類の個体数が増加している。この増加は、餌ベントスの個体群凋落とそれに伴う群集の変化のみならず、海底の大規模基質攪拌を通じてその物理・化学的性状を著しく改変する。これまでエイ摂餌痕の空間分布を広範囲に捉えた研究は無かったが、本研究は、空撮と地上調査、さらにその後の綿密な解析を実施することで、研究上の難点を克服し、エイによる基質攪拌量の空間分布を定量的に把握できた。

2) 鈴木利一

外海でプランクトンを食べて発育する海岸ベントス幼生の形態と行動は、生き残り成体の生息地への回帰のために種の違いを越えて収斂してきたと推測される。これには食物種の選択と摂餌方法が含まれる。スナモグリ幼生の口器と付属肢の形態・付属肢と水流の動き・消化管内容物の詳細な観察結果から、ゾエア幼生は現場海域において、ほぼ恒常的に植物プランクトン(特に珪藻プランクトン)を摂餌している可能性が高くなった。

濾過摂食行動時の水流を記録したビデオ映像を解析することで、スナモグリゾエア幼生が有する濾過能力が明らかとなった。この能力の値を用いて現場海域での餌量を試算すると、幼生の成長を支えるのに必要な餌量よりも餌収集量が小さくなる傾向が強く出ていた。天草灘の夏期においては、スナモグリ幼生にとって餌不足の状況が頻繁に出現し、この海域の餌生物(植物プランクトン)現存量の大小が、幼生の生残を大きく左右する重要な要因であることが明らかになった。

これまで十脚甲殻類幼生を室内飼育する場合、ワムシやアルテミア・ノープリウスなど小型動物プランクトンを大量に給餌することが常法であった。このことから、幼生は野外でもカイアシ類などを食べる二次消費者であると推測されてきたが、実は一次消費者である可能性が高くなり、水界生態系像の変更を迫る知見が得られた。

3) 梅澤 有

スナモグリ幼生の主要な餌生物と考えられる植物プランクトンの生産を支える窒素、リンの起源として、硝酸の同位体比データを利用することにより、幼生の生息海域には、陸水・外洋底層水、大気降水物などの多様な起源をもつ栄養塩が系外から新規に流入していることが分かった。また、新規の栄養塩の供給だけでなく、懸濁態有機物・溶存態有機物からの再生栄養塩量を明らかにしたことで、この海域が、栄養塩供給という点で、さらに頑強に支えられている安定した生態系であることを明らかにすることができた。

一般的な栄養段階の濃縮係数を用いた安定同位体比解析では、現場の生物・有機物の安定同位体比から餌資源を突き止めることが不可能であった。しかしながら、(1)バルク同位体比だけでなく、アミノ酸同位体比解析を組み合わせたこと、また、(2)飼育培養実験で丁寧に植物・動物プランクトン捕食時の濃縮係数の違いを明らかにしたこと、(3)生食食物連鎖だけでなく、デトリタスの寄与を仮定して、植物プランクトンの分解に伴う同位体比変動を明らかにしたことによって、現場のゾエア幼生が、植物プランクトンもしくは、その劣化有機物を利用して生息していることが、化学分析結果からも矛盾なく示すことができた。本研究の結果は、スナモグリ幼生だけでなく、他の十脚甲殻類の幼生や、カイアシ類などの動物プランクトンにも共通して起きている現象であることが想定され、低次生態系のメカニズム解明に大きく寄与する結果となった。

4) 武田 重信

夏季の橘湾奥部において、海底湧水由来の還元性化学物質の拡散は小浜沿岸域に限定されること、湾中央の海底に高密度水が滞留して貧酸素化することが明らかになった。スナモグリ幼生は湾内に広く分布し、成長段階後期の幼生も出現したことから、スナモグリ幼生の墓場仮説は否定された。湾奥部の還流や、高水温による成長促進と潮汐周期のずれが、幼生の干潟回帰を妨げている可能性が示唆された。

5) 和田 実

富岡湾干潟における細菌群集構造と環境因子の関係を解析したところ、高水温で堆積物の攪乱が少ない夏期は、干潟堆積物上において系統的に多様な細菌種の出現と定着を促すが、低水温かつ強く堆積物が攪拌される冬期には、堆積物粒子上の細菌種の一部は淘汰され、限られた種類が優占する傾向があると考えられた。また、干潟における浄化機能の評価に用いた指標のうち、堆積物粒子上の還元性物質による酸素消費活性がスナモグリの分布密度と有意な負の相関を示したことは、スナモグリによって表層堆積物が好氣的に保たれることを示すものであり、干潟の浄化機能においてスナモグリの果たす役割が大きいことを示唆している。多くの環境要因が複雑に関わる野外環境において、スナモグリが堆積物中の細菌群集に与える影響を直接評価することは困難であるため、飼育実験によって潜在的な影響を定量化することを試みたところ、スナモグリの巣穴壁を構成する堆積物粒子には、非巣穴部分よりも有意に多くの細菌数が付着していた。この結果は、スナモグリの活動が、堆積物粒子における細菌の増殖を促進することを示す直接的な証拠の一つとなった。

(2) 環境政策への貢献

< 行政が既に活用した成果 >

特に記載すべき事項はない。

< 行政が活用することが見込まれる成果 >

1) 対象海域全体が保全の価値がある(『重要海域』である)という認識を地域住民と共有する

対象海域が栄養塩供給の点で頑健性を維持する構造を有している可能性が高いことにより、植物プランクトン、及びベントス幼生やカイアシ類等の一次消費者が支えられ、さらにはボトムアップ過程を通じて、アジ・サバ漁業やそれらを食べるミナミハンドウイルカのような観光資源(全国有数のウオッチングサイト)も支えられていることになる。この知見を地域住民と共有することは、海域保全についての関心を高めることにつながると期待される。

2) ベントス群集の種多様度あるいは生態系機能のどちらに重点を置くのかを決める

対象海域の砂質干潟では、スナモグリは巻貝のイボキサゴ・アサリなどの水産有用二枚貝を含むベントス群集の種多様度を下げる加害種である一方、干潟がもつ浄化機能(下水や流入河川から負荷される有機物の分解無機化)を強める生態系サービス種としても確認された。生物多様性と生態系機能のどちらに重点を置くのかによって、保全の対象種と干潟のセットも異なってくる。もちろん、群集によっては両者が両立する場合もありうる。

3) 幼生輸送によるベントス個体群の連結構造に着目して保全対象となる重要干潟を抽出する

対象海域にある干潟を『重要性』の観点からランクづけする。このとき、干潟個体群の大きさ(干潟の大きさに依存する場合が多い)についての現地調査、及び干潟個体群間の幼生の授受関係についての数値実験が有力な判断材料となる。スナモグリ個体群の場合は、富岡湾干潟、天草下島の北東の角にある鬼池干潟、及び大矢野島の干潟が幼生の主要な結節点であった(図1)。これらは当地で卓越する潮流の主軸近傍にある地点群である。これらの主要干潟が残れば、島原半島南岸を含む他の海岸にある干潟個体群は、幼生の受給量は少なくとも維持できると推測される。特に、鬼池干潟は面積が小さいが、幼生の受給量が最も多い中間の結節点であった。この干潟は約3倍の面積をもつ礫浜に囲まれており、これを砂地に転ずることができれば、スナモグリ

成体個体群の大きさを拡大することが可能であろう。橘湾の海岸にある国崎半島に囲まれた砂質干潟は小規模であるが、スナモグリの子孫の「受け皿」として保全すべき数少ない貴重な生息地の一つといえるだろう。イボキサゴ個体群の場合は、一度絶滅した富岡湾干潟の個体群を復活させた幼生の供給源は天草下島の東海岸の干潟群であった。このうち、最南端の干潟の個体群は最大数の幼生を供給する。しかし、幼生の放出時期が流れの弱い小潮時であり、浮遊期間が短いため、富岡湾にはわずかししか幼生が到達できない。そこで、幼生輸送の経由地として、上記の最南端の干潟よりも北側にある小さい干潟も保全対象として重要になってくる。

4) エイ類の個体数が著しく増えている最近の状況にどう対応すべきか

近年、対象海域～有明海湾奥部ではアカエイが著しく増えたが、ナルトビエイも増えている。前者は十脚甲殻類を主に食べるが、後者は水産有用種を含む二枚貝食である。有明海では、ナルトビエイの食害を防ぐために、網で捕獲する駆除が行われてきた。その中にはアカエイも含む他の魚種も混獲され、海域生態系に与える影響も懸念される。柵を建てることでエイの進入を防ぐ方法もある。その実施にあたっては、二点検討する必要がある。第一に、干潟ベントス群集の種多様度を高めたいのなら、スナモグリを摂食するアカエイの進入は放置しておけばよいが、スナモグリによる干潟の浄化機能を重視するのなら、排除すべきである。第二に、柵を設けるとして、コスト面からどれ位の間隔で棒を並べるべきか決める必要がある。富岡湾干潟のアカエイの場合、大型個体(体盤幅50cm以上)の進入が防げればスナモグリ個体群はあまり減らずにすむ。そこで棒の間隔は30～40cmが妥当ということになる。この推論は、空撮によって多数の摂餌痕が一度に把握できたことで初めて可能となった。

5) 有明海が脱富栄養化している現状を踏まえて水産資源の保全に取り組む

本研究により、スナモグリ幼生は植物プランクトンを摂食する一次消費者である可能性が高くなった。これは多くの十脚甲殻類の幼生にもあてはまるだろう。また、スナモグリ類の成体にとっても、植物プランクトンは主要な食物源である。これらのことはアサリなどの水産有用二枚貝でもよく知られている。したがって、干潟ベントスの生物量を決定する環境収容力として、海域の植物プランクトン量に着目する必要がある。有明海の水柱の化学的酸素要求量(COD)の経年変化を調べたところ、1970年代～1980年代初めに高かった値はその後、急落しており、海域は現在、脱富栄養化していることが分かった。CODに対するクロロフィル a 濃度の一次回帰式を利用して得られた後者の推定値(1997年まで)と実測値(それ以降)の経年変化を調べることで、現在の植物プランクトン量に基づく環境収容力は、1970年代の1/4～1/3の水準にあると推定された。1970年代末～1980年代初めに、有明海のアサリ漁獲量が全国一位に伸びたこと、スナモグリ類の個体数が急激に増えたことも海域の富栄養化が進行したことによると考えられる。上記の、現在の環境収容力は水塊がもつ上限値であり、個々の干潟ではアサリ等のほかスナモグリ類のような競合種にも振り向けられている。植物プランクトンと養殖ノリとの間の栄養塩をめぐる競合もある。海域の栄養塩濃度レベルをどこに設定するのかは、生態系管理の観点に立った水産資源の保全施策に組み込まれるべきであり、関係する各漁業協同組合、地域住民、各県と国の環境政策・水産政策・国土政策の決定者が連携して取り組む必要がある。また、かつてのようなアサリの高収穫量を願って、漁業協同組合が管轄する個々の干潟に大きな地形改変を施すことも行われているが、環境収容力の限界は越えられない。

6. 研究成果の主な発表状況

(1) 主な誌上発表

< 査読付き論文 >

- 1) A. TAMAKI, Y. SAITOH, J. ITOH, Y. HONGO, S. SEN-JU, S. TAKEUCHI and S. OHASHI: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 443, 90–113 (2013)
“Morphological character changes through decapodid-stage larva and juveniles in the ghost shrimp *Nihonotrypaea harmandi* from western Kyushu, Japan: clues for inferring pre- and post-settlement states and processes”
- 2) S. TAKEUCHI, Y. TAKAHARA, Y. AGATA, J. NASUDA, F. YAMADA and A. TAMAKI: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 448, 308–320 (2013)
“Response of suspension-feeding clams to natural removal of bioturbating shrimp on a large estuarine intertidal sandflat in western Kyushu, Japan”
- 3) T. SUZUKI, K. YAMAMOTO and T. NARASAKI: Plankton and Benthos Research, 8, 186–190 (2013)
“Predation pressure of *Noctiluca scintillans* on diatoms and thecate dinoflagellates off the western coast of Kyushu, Japan”
- 4) R. SOMIYA, T. SUZUKI and A. TAMAKI: Journal of Crustacean Biology, 34, 300–308 (2014)
“Mouthpart morphology and wild diet of zoeae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi* (Decapoda:

Axiidea: Callianassidae)”

- 5) S. TAKEUCHI and A. TAMAKI: Continental Shelf Research 84, 139–157 (2014)
 “Assessment of benthic disturbance associated with stingray foraging for ghost shrimp by aerial survey over an intertidal sandflat”

(2) 主な口頭発表(学会等)

- 1) 和田 実、浦川達行、玉置昭夫:平成24年度日本水産学会春季大会(2012)
 「天草・富岡湾干潟の底生動物の巣穴に棲む細菌群集解析」
- 2) 木山孔司、玉置昭夫、梅澤有:2012年度日本海洋学会春季大会(2012)
 「栄養塩と画分別懸濁粒子の安定同位体比を用いたハルマンズナモグリ幼生の食物源の解明」
- 3) 田中大揮、武田重信、兼原壽生:2012年度日本海洋学会春季大会(2012)
 「長崎県橋湾における浅海底熱水噴出孔付近の堆積物の化学組成」
- 4) A. TAMAKI: 50th Estuarine, Coastal and Shelf Science Association Conference. Venice, Italy (2012)
 “Closing a self-seeding loop by planktonic larvae of the intertidal ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in an estuary-coastal ocean setting in western Kyushu, Japan”
- 5) 宗宮麗・斎藤悠子・本郷友一郎・鈴木利一・玉置昭夫:日本陸水学会第77回大会(2012)
 「ハルマンズナモグリ(甲殻類十脚目スナモグリ科)の浮遊幼生期における食性」
- 6) T. URAKAWA, M. WADA and A. TAMAKI: International Symposium on “Biodiversity in Changing Coastal Waters of Tropical and Subtropical Asia”. Amakusa, Japan (2012)
 “Dynamics of bacterial community structure on intertidal sandflat inhabited by the ghost shrimp *Nihonotrypaea harmandi*”
- 7) Y. UMEZAWA, A. TAMAKI, K. KIYAMA, D. HIRAMATSU, T. SUZUKI, R. SOMIYA, H. MATSUO, K. OKAMURA, C. YOSHIMIZU and I. TAYASU: Ocean Science Meeting, Honolulu, USA (2014)
 “Food source and habitat conditions of the larvae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, estimated based on stable isotopes analysis of bulk and amino acids”
- 8) 竹内清治・玉置昭夫:第61回日本生態学会大会(2014)
 「天草の砂質干潟におけるアカエイの埋在性ベントスに対する捕食に伴う基質攪拌の空間的異質性」
- 9) 中野 善・玉置昭夫:第61回日本生態学会大会(2014)
 「砂質干潟に棲む十脚甲殻類(ハルマンズナモグリ)の幼生の自己回帰率に及ぼす輸送・生残過程の影響: 粒子追跡数値モデルによる解析」
- 10) 田中大揮・武田重信・宗宮麗・鈴木利一・梅澤有・玉置昭夫:2014年度日本海洋学会春季大会(2014)
 「長崎県橋湾における夏季の栄養塩環境と貧酸素水の形成過程」

7. 研究者略歴

課題代表者:玉置 昭夫

東京大学理学部卒業、九州大学大学院理学研究科博士後期課程修了、理学博士、長崎大学水産学部助手・助教授・教授、現在、同大学大学院水産・環境科学総合研究科教授

研究分担者

1) 鈴木 利一

東北大学農学部卒業、東北大学大学院農学研究科博士後期課程修了、農学博士、長崎大学大学院海洋生産科学研究科助手、同大学水産学部助教授・教授、現在、同大学大学院水産・環境科学総合研究科教授

2) 梅澤 有

東京大学理学部卒業、東京大学大学院理学系研究科博士課程修了、理学博士、長崎大学水産学部助教、現在、同大学大学院水産・環境科学総合研究科准教授

3) 武田 重信

東京水産大学水産学部卒業、東京大学大学院農学系研究科博士課程中退、農学博士、(財)電力中央研究所応用生物部主任研究員、東京大学大学院農学生命科学研究科准教授、現在、長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科教授

4) 和田 実

東京農工大学農学部卒業、東京大学大学院農学系研究科博士課程修了、農学博士、東京大学海洋研究所助手・助教、長崎大学大学院生産科学研究科准教授、現在、同大学大学院水産・環境科学総合研究科准教授

4D-1104 天草・島原沿岸の地域連携型保全に向けた干潟ベントス群集とその生態系機能に関する研究

長崎大学

水産・環境科学総合研究科

玉置昭夫

鈴木利一・梅澤 有・武田重信・和田 実

<研究協力者>中野 善・宗宮 麗

平成23年度～25年度累計予算額：108,726千円（うち、平成25年度予算額：32,278千円）

予算額は、間接経費を含む。

[要旨]

有明海湾口部から天草灘までの海域を対象とし、海岸に点在する砂質干潟のベントスとその浮遊幼生が育つ沖合を保全すべき根拠を示し、保全の観点ごとに重要度が異なる干潟を抽出した。ベントス群集では、巣穴に棲み、基質攪拌作用が強い十脚甲殻類（スナモグリ）が優占している。本種は他の優占種である巻貝の一種と付随種を局所的に絶滅させ、種多様度を下げる。その一方で、スナモグリは底質を酸化し、好気性細菌による有機物の分解無機化（浄化機能）を強める潜在力をもつことが明らかになった。最近、海域では底魚のアカエイが増え、スナモグリを捕食するために干潟に穴を多数開けている。干潟を2日間連続で空撮し、1日あたりの基質攪拌量が見積もられた（面積2%、体積 0.8 l m^{-2} ）。アカエイのトップダウン効果には、スナモグリの凋落に伴う巻貝の復活と干潟の浄化力低下が含まれる。スナモグリと巻貝はそれぞれ4週間と数日間の幼生期をもち、この間の流れによる輸送過程が局所個体群の連結性と消長に影響を及ぼす。計算機の流動場での粒子の移動経路を調べることで、個体群間の幼生の授受関係が両種について推定された。メタ個体群の存続に重要とみなせる干潟は、一部共通しているが、異なるセットであった。また、海水温上昇によって幼生の発育期間が短くなり、潮汐周期に同調した干潟への回帰時期が狂う可能性が示唆された。一般に浮遊期間が長いベントス幼生は浮遊生物食である。スナモグリ幼生の口部形態と消化管内容物の観察、安定同位体比解析を組み合わせることで、本種は浮遊珪藻食の一次消費者であることが明らかになった。また、有明海～天草灘間では、内湾・外洋・陸棚底層水に起源をもつ栄養塩の供給が安定した一次生産とボトムアップ過程を支えている可能性が高いことも示された。その北側にある橘湾は一次生産性が高い渦流域であり、海底温泉由来の還元性化学物質と底層の貧酸素水は幼生に負の影響を及ぼしうる。スナモグリ幼生ではこの可能性は否定され、海岸のわずかの干潟を保全することが個体群の維持につながることを示唆された。

[キーワード]

干潟、ベントス、種多様度、浄化機能、保全

1. はじめに

環境省は2011年3月、「海洋生物多様性保全戦略」を策定した。本戦略は海洋生物の多様性を維持し、持続可能な利用を目指す最近約30年間の国内外の動向を背景としてまとめられた。この中

には、2010年3月に閣議決定された「生物多様性国家戦略2010」に沿いつつ、同年10月に生物多様性条約第10回締約国会議で決定された「愛知目標」を踏まえ、海洋の生物多様性の保全を総合的に推進するための基本的な方針が掲げられている。本目標における20個の個別目標のうち、海の生物多様性に関わるものの一つとして、『生物多様性と生態系サービスのために特に重要な区域を含む沿岸及び海域の少なくとも10%の保護地域システムやその他の効果的管理による保全』が謳われている。このような区域は海洋保護区と呼ばれる。「海洋生物多様性保全戦略」では、海洋保護区は『海洋生態系の健全な構造と機能を支える生物多様性の保全および生態系サービスの持続可能な利用を目的として、利用形態を考慮し、法律又はその他の効果的な手法により管理される明確に特定された区域』と定義されている。環境省はこの経緯に基づき、2011年5月、「我が国における海洋保護区の設定のあり方」を閣議報告した。この中で、10種の既存制度の下で上記の定義に該当する区域の合計面積は、領海及び排他的経済水域の8.3%を占めると推定された。本推進費による研究は、海洋保護区のうち干潟を含む沿岸域に設定すべきものを対象とした。

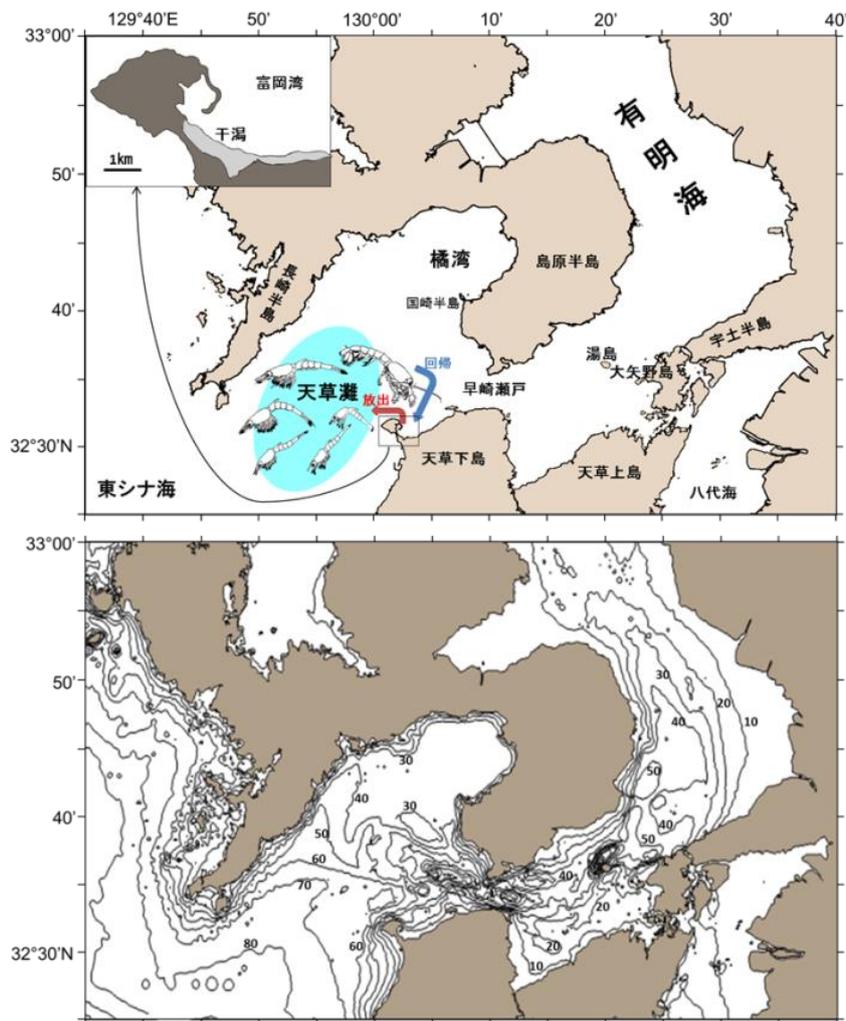
海洋保護区の理念と定義は国際的にはほぼ同じであるが、実態は国ごとに異なっている。「海洋生物多様性保全戦略」は、保護区設定に関する国際自然保護連合による提言を取り入れている。本提言は、管理目的が異なる7種の保護区を定義し、それらを適切に配置することを勧めている。このうち5種の保護区は、後世に残すべき固有のあるいは学術対象としての価値、『国立公園』など一般市民が自然に親しむ価値、を有するものとして定義されている。ほかの2種は『生息地／種の管理区域』と『持続的資源利用保護区』である。広義には、日本沿岸の漁業協同組合が地先の海ごとに担っている水産資源の管轄区域がこれらに該当すると考えられる。しかし、組合間で対象資源も異なりうるし、同じであっても管理方法は必ずしも一律ではない。これらの区域は実際の国立公園と重なっている場合もある。さらに、海岸に接する沿岸水塊は内湾や外海などの地形要素で分けられるものの、物質と生物はこれらの間を行き来する。また、陸と海の相互作用もある。そのため、「海洋生物多様性保全戦略」は、海洋保護区間のネットワーク（連結）の観点に立って、海域の広域的管理を視野に入れた生態系アプローチを採るべきことを提言している。また、本「戦略」は日本全国の『重要海域：生物多様性を保全するうえで重要度の高い海域』を抽出することも提言しており、現在、環境省で検討が進められている。ここでは、各地の海域それぞれに固有な事象と過程が具体的にどのように重要であるのかを明らかにしていく必要があるだろう。沿岸保護区の設定に実効性を与えていくためには、取り組むべき課題が多く残されている。

実質的な沿岸保護区の設定に向けてまず行うべきことは、沿岸保全に関わっている当事者（漁業従事者、一般住民、国と地方公共団体の環境・水産・国土の各政策決定者など）の間で、個別の海域で起こっている事象と過程、及びその範囲について共通の理解を深め、それぞれが保全について抱いている前提（観点あるいは価値観）の違いを明らかにすることである。そのうえで、科学者が担うべき課題が明確になる。科学とは特定の前提とその下で起こる結果・予測とをセットとして提示していく営みである。複数のセットの中からどれを選ぶのかは、上記の当事者に委ねられる。これまでの海洋保護区設定の検討では、このような課題提起の仕方は必ずしも十分には取り上げられてこなかったように思われる。本研究は西九州中部の沿岸を対象とし、海岸線に沿って点在する干潟とそこに棲む生物がもつ価値に関する幾つかの観点を挙げ、それらを踏まえた基礎的研究を実施した。この結果に基づき、それぞれの観点对応する保全施策について提言した。さらに、海域全体が生態系のどのような特性において『重要』であるのかを明らかにした。

2. 研究開発目的

(1) 対象海域に関する研究背景、及び海域と干潟の保全に向けた基礎的研究課題

本研究が対象とした海域は、西九州、有明海の湾口部側1/3の区域から、幅5kmほどの狭い海峡部（早崎瀬戸）を経て、橘湾と天草灘までに及ぶ東西50kmの沿岸域である（図(序)-1）。本海域は有明海の中央部～奥部と東シナ海との間の遷移域であり、海水流動のうち主に潮流と密度流が物質と浮遊生物の輸送を支配している。生活史が有明海と東シナ海にまたがる魚種も多い。また、天草灘から早崎瀬戸までの区域にはミナミハンドウイルカが棲みつており、当地の重要な観光資源となっている。イルカは主に天草の漁業者の一本釣り対象であるアジ・サバを食べている。このことは高次捕食者を支える本区域の栄養構造が時空間的に安定していることを示唆している。



図(序)-1. 本研究の対象海域(上)と等深線(m)の分布(下;日本海洋データセンターの水深分布図に基づく)。福岡湾の砂質干潟を挿入図中の淡灰色部分で示す。ここから放出されるスナモグリ幼生の一部は、天草灘(上図の水色の部分)で育ち、1カ月後に自己回帰する¹¹⁻¹³⁾。ほかの干潟に運ばれるものもある。

本研究は、海岸の保全対象（沿岸の保全目標区）として、砂質干潟の底生生物（ベントス）群集を選んだ。干潟は海岸線に沿って隣り合う岬状地形の間に形成されており、主に、宇土半島～大矢野島～天草上島～天草下島と島原半島の海岸に点在している。橘湾の海岸と長崎半島の南岸にはごくわずかしかない。干潟の大きさは、有明海の広大な干潟と比べると中～小規模である。その中でも天草下島の北西端に位置する福岡湾の干潟は大きく、海岸線に沿って4km、岸沖方向に150～550m干出する（図(序)-1上）。研究代表者は1979年以来、この干潟で継続調査を行っており、本研究でも中心の対象干潟とした。福岡湾干潟を含む多くの砂質干潟のベントス群集では、十脚

甲殻類のハルマンスナモグリ（以下、スナモグリ；最大全長4-5cm程度）と巻貝のイボキサゴ（最大殻幅13mm程度）が優占している（図(序)-2）。以下の要約は、研究代表者がこれまで発表した著書¹⁾⁻⁵⁾にまとめられた内容とその後の研究結果に基づいている。その中で、海域と干潟の保全に向けて本研究の担当者5名が取り組んだ課題項目につき、それぞれ二重下線を引いて示した。

スナモグリは地下数十cmに達する巣穴に棲み、最高密度は千数百個体 m^{-2} に達する。巣穴開口部から流入する砂泥に含まれる植物プランクトンと底生微細藻を摂食し、不要な砂泥は外に排出する（基質攪拌作用：bioturbation；図(序)-3）。この砂泥は潮流と波によって分散されるので、スナモグリが生息する干潟の表層はきわめて流動的になる。通常、スナモグリのような大型ベントスがいない砂質干潟では、表層数cmまでの底質は酸素濃度が高く、かつ酸化的であり（黄褐色を呈する）、その下の底質は酸素が欠乏し、かつ還元的になる（黒色）。これに対応して有機物の分解無機化はそれぞれ好気性と嫌気性の細菌が担っている。スナモグリの巣穴が存在すると、干潟上水が地下深くまで入って溶存酸素濃度が高まり、かつ底質全体が酸化される。天草・島原の多くの干潟には下水処理水・非処理水と中小河川が流入している。スナモグリの高密度個体群は底質の好気性細菌を増やすことで、負荷有機物の分解無機化を促進し、干潟がもつ浄化機能を強化している可能性がある（生態系サービス）。しかし、その定量的把握はほとんど行われていない。

イボキサゴは干潟表層に棲み、最高密度は2,500~10,000 m^{-2} に達する。本種はかつて天草・島原地方では食材として利用されていた。また、捕食者・外部寄生者・空き殻利用者（ヤドカリ類等）などの多くの付随種を支えており、砂質干潟ベントス群集の種多様度を決定する鍵種の一つとな



スナモグリ
(十脚甲殻類;全長 5 cmまで)

イボキサゴ
(殻長13 mmまで)

図(序)-2. (左) スナモグリと巣穴(ポリエステル樹脂でとった鑄型)。(右) 表在性巻貝のイボキサゴ。



図(序)-3. スナモグリによる基質攪拌作用 (bioturbation)。(左) 冠水時、巣穴から干潟表面に排出された砂のマウンド。(右) 全体にわたって酸化された砂柱。透明コアの断面積は100 cm^2 。

っている。捕食者には巻貝のミクリガイ、十脚甲殻類のガザミ類などが含まれ、これらは当地の水産資源となっている。また、イボキサゴは植物プランクトンの濾過食者であり、高密度個体群は水質の浄化にあずかっている可能性が高い。

富岡湾干潟では1979年当時、スナモグリ類の生息域は岸側1/3の帯域にあったが、1984年には干潟全体を占めるまで広がった。一般にスナモグリ類は濾過食の貝類を排除することが知られている。特に、稚貝に対する加害作用が個体群の大きな初期減耗をもたらしている。当初、干潟の低潮帯側半分に高密度で生息していたイボキサゴ個体群は凋落し、1986年に絶滅した。同時に付随種9種の個体群も絶滅した。また、二枚貝のアサリも1980年代初めまでかなり生息しており、地域住民に採取されていたが、本種個体群もほとんど消滅した。有明海の広大な砂質干潟では、1970年代末にアサリ漁獲量が全国一位であったが、その後、減少し、現在は低水準に留まっている。その一因として、スナモグリと同属のニホンスナモグリ類の個体群増大が指摘されている⁶⁾。干潟表層の砂泥の流動性を高める作用も、安定した基質を必要とするベントス個体群に負の影響を及ぼす。スナモグリ類がベントス群集の種多様度を減らす効果は世界各地の干潟で記録されている³⁾。

富岡湾干潟では1990年代半ば頃から、底生魚のアカエイ（図(序)-4）が開けた深さ二十数cmに達する摂餌痕が急に増え、高密度状態は現在まで続いている。摂餌対象ベントスはほとんどスナモグリであり、その個体群サイズを1980年代半ばの値の1/3程度まで縮小させた。同時期のエイ類個体数の増加は有明海における漁獲量統計にも現れており、中でもアカエイが最も多くを占めている⁷⁾。この傾向はアカエイの唯一の捕食者であるサメ類の漁獲量が減少したことと対照的である。また、この現象は、近年、世界の温帯域沿岸でサメ類の過剰漁獲によってエイ類の個体数が増えたとみなされている現象（栄養段階の最上位捕食者からの中位捕食者の解放）と軌を一にする⁸⁾。富岡湾干潟ではスナモグリ個体数の減少に伴って、1990年代末からイボキサゴ個体群が復活し始め、1979年当時の高密度には達していないものの、現在に至っている。また、かつてイボキサゴとともに滅んだ付随種の数種個体群も復活した。有明海の干潟でも、アカエイの増加によってニホンスナモグリが局所的にほぼ絶滅し、その跡地で二枚貝のハマグリ・シオフキが個体数を増やしてきた⁹⁾。有明海では二枚貝を食害するナルトビエイも増加し、駆除が進められている。「サメ↓→エイ↑→餌ベントス↓」のトップダウン効果は、世界の他の沿岸域でも報告されている⁸⁾。エイの増加による大規模な基質攪拌作用は砂泥の流動性を高めたり、地下の還元態栄養塩（アンモニア等）を水柱に放出したりするなど、沿岸生態系にも大きな影響を及ぼしている可能性がある。対象海域の干潟群集・生態系は1990年代半ば以降、新しい相に入ったといえる。しかしエイの摂餌痕数は非常に多く、干潟が干出する数時間内に歩いて密度と分布を調査することには限界がある。そのため、干潟の広範囲にわたる、エイによる底質攪乱の定量的把握は全く行われていない。高解像度の空撮を短時間に実施することは、この難点を克服する有力な手段になると期待される。

富岡湾干潟で1990年代末から復活してきたイボキサゴの個体は、どの干潟からどのように来たのだろうか？干潟間は分断されているので、成体の移動は不可能である。一般に浅海ベントスの多くは生活史初期に浮遊幼生を放出する。幼生には、卵栄養型発生をする短期浮遊型のもの（例えば数日間浮遊するイボキサゴ）とプランクトン栄養型発生をする長期浮遊型のもの（例えば4週間浮遊するスナモグリ）がある。幼生は海流によって親元の生息地に戻されるだけでなく、他の場所にも輸送される。幼生の自己あるいは他所への回帰の過程（親からの放出・発育場所での滞留／そこからの散逸・成体生息地への最終的輸送）は幼生の発生型によって異なるため、局所個

体群の連結構造とそれぞれの個体群消長（メタ個体群動態）にも違いが生じる。ベントス幼生の輸送過程、及び成体局所個体群のネットワーク構造に対する関心は、世界的にきわめて高く、海洋保護区の設定施策のうえで中核的位置を占めている。研究も著しく進んでいるが、日本ではほとんど行われていない。対象海域におけるイボキサゴ幼生は天草下島の東海岸の6カ所の干潟から10～11月の小潮時に放出され、富岡湾干潟に到着したと想定される¹⁰⁾。しかし、幼生の供給に最も寄与した干潟個体群と幼生の輸送過程は分かっていない。これらを明らかにするためには、海水の流れの場を計算機上に再現し、仮想幼生粒子の輸送過程を追跡する方法が有効と考えられる。これにより、イボキサゴのメタ個体群を存続させるために必要な干潟の抽出も可能となる。

幼生輸送の数值実験は、スナモグリのメタ個体群の保全戦略を立てる場合にも使えるだろう。本種幼生は6～10月、大潮時の夜の満潮から下げ潮にかけて干潟の親個体群から放出され、強い流れによって急速に外海に運ばれる（図(序)-1上）¹¹⁾⁻¹³⁾。その後の分散範囲はイボキサゴ幼生よりも広い。ゾエア期を6期経た後、デカポディッド期になり、初めの大潮から2回後の大潮時の強い上げ潮により干潟に戻される。富岡湾干潟の個体群は対象海域にある26個の干潟個体群の中でサイズが最大であり、メタ個体群全体の70%を占めている⁹⁾。富岡湾干潟に最も近い幼生の生育場所は、北～北西方向10～20kmにある天草灘（水深60～70mの内部陸棚水域）である。その水柱でゾエア全期を通した平均生息水深は約40mである（図(序)-5）。天草灘の北東に接する橘湾には、ゾエア初期の幼生は多く分布しているが、齢期が進むに連れて減ってくる¹¹⁾。その原因として、雲仙普賢岳に由来する海底温泉から湧出する還元性化学物質の致死作用があること、橘湾の水深が幼生の平均生息水深よりも浅い30～35mであり（図(序)-1下）、湾が渦流域であることと相まって、底層に発達しやすい貧酸素水塊の負の影響を受けることなどが推測されている（以上、ベントス幼生の墓場仮説）。本仮説の検証が待たれる。以上の知見を踏まえることで、デカポディッド幼生が回帰可能な砂質干潟を保全対象として抽出する作業を進めることができる。

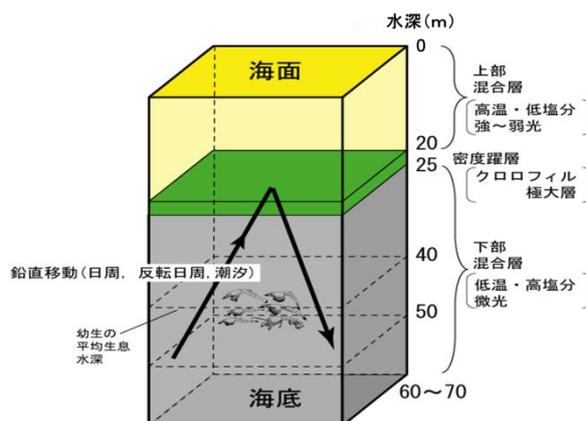
スナモグリ幼生の発育期間が現場水温下で4週間であることは、干潟からの放出とそこへの回帰を大潮周期に合わせていることを示唆している¹³⁾。これは海岸から外海に輸送され、そこで発育するベントス幼生に共通する生活史特性かもしれない。今後、海水温が上昇し、発育期間が短くなると、回帰時期が流れの弱い小潮時になる可能性がある。このときデカポディッド幼生は干潟に戻れず、個体群が崩壊する危険性がある。この仮説の検証に向けた飼育実験を行う必要がある。

プランクトン栄養型発生のベントス幼生の生残率を決める要因の一つとして食物供給量がある。しかし、海域水柱で、何をどのように食べているのかはほとんど分かっていない。スナモグリのような十脚甲殻類幼生を室内で飼育するとき、ワムシとアルテミア・ノープリウス等の小型動物プランクトンを高密度で給餌することが常法である¹³⁾。そのため、幼生は野外でも栄養段階の二次消費者であるとみなされがちであるが、その遊泳速度の遅さ¹²⁾からは捕食効率が疑問視される場合もある。十脚甲殻類幼生のあるものは動きの乏しい植物プランクトンを濾過摂食する一次消費者である可能性もある。この場合、幼生の生残率は海域の一次生産力と密接に関連しているだろう。さらにこれは栄養塩供給量の多寡によるボトムアップ過程の影響も受けると考えられる。水界の栄養段階におけるベントス幼生の帰属を明らかにすることは、栄養塩からイルカ等の最上位捕食者まで至るボトムアップ動態の把握につながる第一歩となる。そのためには、幼生の摂餌器官の形態観察、摂餌様式の観察、消化管内容物と水柱の潜在的な食物源の把握が必要となる。同時に、親生物元素の安定同位体比解析を併用し、海域の栄養塩とクロロフィルaの濃度の時空間変

動と関連づけて食物連鎖構造を解明することも有力な接近法となる。また、日本の大きな内湾・沿岸域が過去数十年間に富栄養化→脱富栄養化の変遷過程を経てきた¹⁴⁾ことを踏まえると、本対象海域でも、食物供給量の中期的変化が干潟ベントスに対する環境収容力に及ぼしてきた影響について検討する必要がある。例えば個々の干潟で水産資源種の収量を増やすために、地形の改変などを行うことは大局的には有効ではない場合もありうる。そこで究極的には、干潟のみならず、対象海域全体の生態系の包括的な保全にまで視野を広げることが必要となるだろう。



図(序)-4. 砂をかぶったアカエイ（富岡湾干潟）



図(序)-5. 夏季、密度成層化した天草灘の水柱におけるスナモグリ幼生の分布と鉛直移動^{12, 13)}

（２）対象海域の保全施策の提言に向けた観点の整理と基礎的研究の実施

1) 用語の定義

まず、「海洋保護区」を「沿岸の保全目標区」と定義し、狭義には「個々の砂質干潟（とそこに存在するベントス群集）」、広義には「対象海域全体（の生態系）」を指すことにする。後者の根拠は、この海域のどのような生態系特性が『重要海域』と呼ばれるにふさわしいかを追究した本研究の結果に基づいて明らかにされる。また、「海洋保護区間のネットワーク」とは、「ベントス幼生の輸送により連結される干潟（の局所個体群）間のネットワーク」を指すことにする。

2) 沿岸保全に関する観点の整理と保全施策の提言

対象海域の干潟あるいは海域全体の保全に関する幾つかの観点を以下のように整理する。これらの観点を踏まえ、「大項目5、中項目（2）＜行政が活用することが見込まれる成果＞」において保全施策を具体的に提言することを最終目標とした。

a. どの年代の干潟が望ましいのか

1970年以前；1970年代～1980年代初め（海域の富栄養化が進行）；1980年代半ば以降（海域が脱富栄養化）；1990年代半ば以降（アカエイの増加に伴う底質攪乱が常態化）。

b. 干潟のどのようなベントス群集組成が望ましいのか

スナモグリが優占する、高い浄化機能が期待される群集；イボキサゴと付随種に代表される、種多様度が高い群集；アサリなどの水産資源が優占している群集。これらは必ずしも両立しない。

c. どの干潟を重点的に保全すべきか

ベントス局所個体群の大きさ及び干潟間のネットワークに着目して抽出。種ごとに異なる。

d. 干潟のみならず沖合も含めた海域全体を保全すべき

ベントス幼生の発育・輸送の場として重要；一次生産者から高次捕食者までの全体を視野に。

e. 海水温上昇に伴う近未来の干潟ベントス群集構成の予測

海水温上昇の影響に関する新しい視点に立ってベントス個体群・群集の変化を予測。

3) 上記観点の内容を具体的に明らかにし、保全施策の提言につなげるための基礎的研究の実施

上記の中項目（1）で述べたように、対象海域には未解明の諸相が多く残されている。最終的に有効な保全施策を提言するための前提として、中項目（1）で二重下線を引いた課題項目について基礎的研究を行った。本研究を実施した5名の担当者の氏名とその担当項目内容は、大項目「3. 研究開発方法」及び大項目「4. 結果及び考察」を通して、それぞれの中項目（1）～（5）に記した。

3. 研究開発方法

（1）玉置昭夫

1) ベントス幼生輸送に関する数値実験

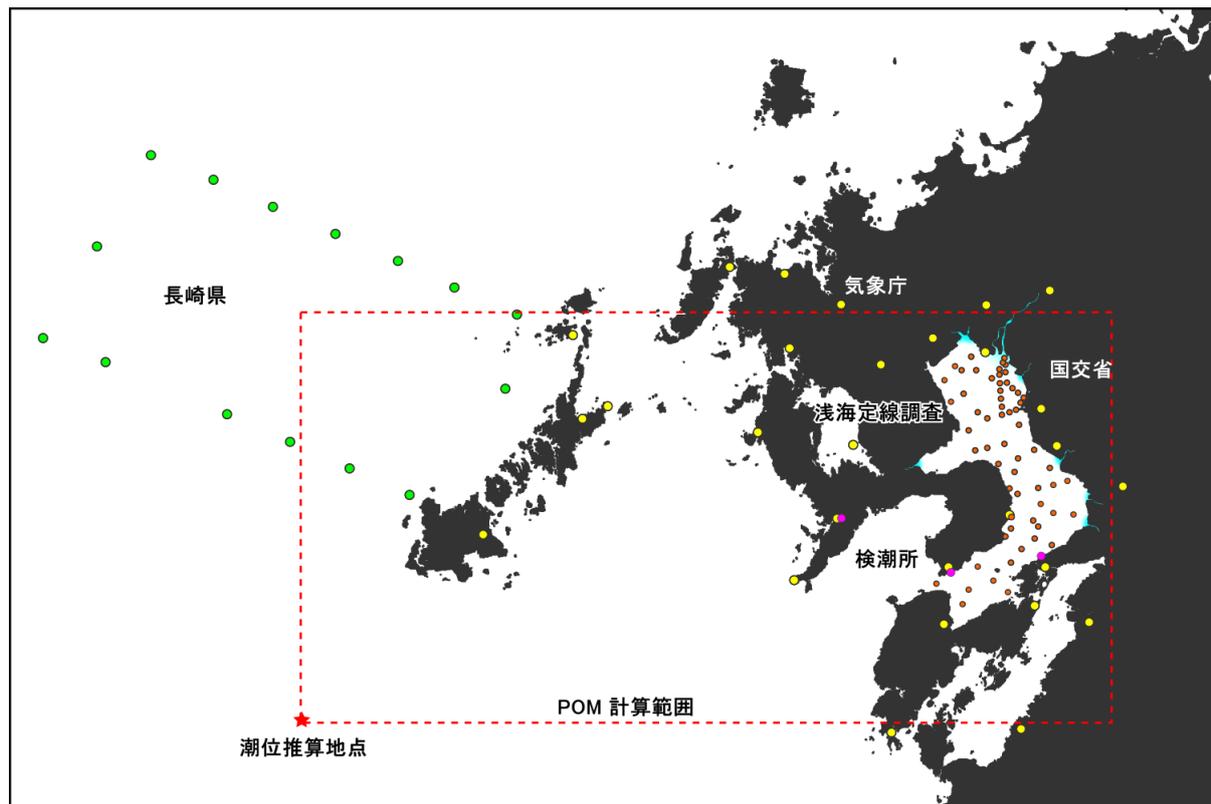
スナモグリは砂質干潟で高い底質浄化機能を発揮している可能性がある。また、イボキサゴは砂質干潟ベントス群集の種多様度を決定する鍵種である。それぞれの個体群の保全施策について提言するため、幼生輸送を介した局所個体群の連結構造を明らかにする数値実験を行った。特にイボキサゴについては、かつて絶滅した富岡湾干潟個体群への幼生供給がどのように起こったのかに着目して実行した。なお、この小項目は、中野 善 氏の協力を得て実施した。

a. スナモグリ幼生輸送の数値実験を実行するための条件設定

【Princeton Ocean Model (POM) の初期設定】 有明海～橘湾～天草灘～五島列島西側沖までの海域を計算領域とし（図(1)-1）、Princeton Ocean Model (POM) による流動場の再現計算を行った。POM のプログラムコードと使用ガイドは公開されている：それぞれ <http://www.aos.princeton.edu/WWWPUBLIC/PROFS/DownloadCodes.html>；
<http://www.aos.princeton.edu/WWWPUBLIC/htdocs.pom/FTPbackup/usersguide0604.pdf>。POM では海面から海底までの鉛直座標として、0 から -1 までの数値で定義された σ 座標を用いて計算を行う。本座標は、水深を相対的な層で表すことで複雑な海底の起伏を滑らかにし、3次元流速の効率的な計算を可能にしている。さらに、本研究で使った POM08-WAD では地理座標上の冠水・干出を判別するプログラム（wetting and drying; WAD）が以前の版に追加され、干潟域における計算も可能となった。POM の時間変数は以下のように設定した。全計算期間、助走計算日数、助走計算期間における出力間隔、本計算期間における出力間隔は、それぞれ 1994 年 7 月 17 日～9 月 5 日（計算日数は 50 日間）、3 日間、1 日間、1 分間とした。これはスナモグリの繁殖期と幼生の浮遊期間を考慮して設定したものである。POM 計算における外部モードと内部モードの計算間隔はそれぞれ 2 秒間と 10 秒間とした。後者の設定では、Courant-Friedrichs-Lewy の計算安定条件を満たすようにした（塚本, 2004: 118-119）¹⁾：

$$\Delta t \leq \Delta x / (2gH_{max})^{1/2},$$

ここに、 Δt , Δx , g , H_{max} はそれぞれ計算時間間隔（seconds）、水平2次元メッシュサイズ（500 m）、重力加速度（9.80665 m s⁻²）、最大水深（99.8 m）を表す。最大水深値は有明海と外海との間の海峡部（早崎瀬戸）から取得した。ここでは、主な砂質干潟群に最も近いところで最強の潮



図(1)-1. 流動場の再現領域および環境データ取得地点。赤点線内側は POM 計算の範囲、橙丸は有明海浅海定線調査地点、星印は潮位計算地点、黄丸は気象データ取得地点、緑丸は長崎県水産試験場による水温・塩分観測地点、紫丸は検潮所、水色の範囲は一級河川河口部を表す。

流が流れている。

計算に必要な、モデル領域における環境変数は公開データベースから取得した。その具体的取り扱い方法と併せて以下に記す。

【海底地形】干潟域を含む海岸線の設定と海底地形の平滑化は、海上保安庁海洋情報部の日本海洋データセンター (JODC) による 500 m メッシュ水深分布図に基づいて行った (http://www.jodc.go.jp/index_j.html)。本分布図の地理座標点における水深は最低潮位からの値が与えられており、干潟は陸域として扱われている。計算機の表示画面上では各水深値は「海域」における対応グリッド・セルに付与されている。真の海岸線は Google Earth 画像 (Google, Inc.) を本分布図に重ね合わせることで決定した。新たに定義された (真の) 陸域には、最高高潮面を超える高度 5 m を一律に与えた。陸域と海域との間にある区域を干潟域と定義し、そこに含まれるすべてのグリッド・セルの水深を 0.2 m とした。また、急峻な海底地形は POM の計算を停止させる原因となるため、各セル内の水深および東西・南北方向に隣接する 4 セルの水深の平均値を求め、これを平滑化水深とした¹⁾。計算領域における最終的なセル群の行数は 225、列数は 450 となった。なお、本研究では大村湾および八代海は計算対象外であるため、陸域として処理を行った。

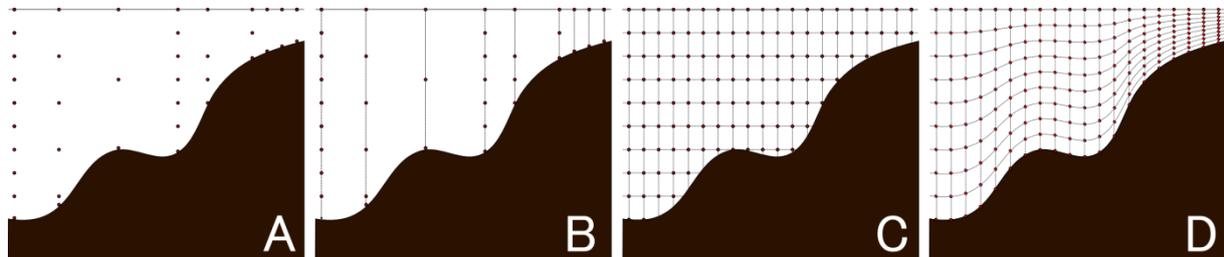
【潮汐】潮汐による水位変動を、計算領域の外海境界 (開境界) の南西端地点 (図(1)-1、星印) に、外部計算モードの時間間隔ごとに与えた。主要 16 分潮 ($M_2, S_2, N_2, K_2, 2N_2, \mu_2, \nu_2, L_2, T_2, K_1, O_1, P_1, Q_1, M_1, OO_1, J_1$) の潮汐定数は NAO.99Jb モデル²⁾ (国立天文台 HP,

<http://www.miz.nao.ac.jp/staffs/nao99/>) から取得した。上記地点に最も近い 4 つの地理座標点における予測潮位を岡田 (1987)³⁾に従って調和合成し、逆距離加重法によって本地点での値を補間計算した。

【水温・塩分・密度】計算領域の地理座標点における水温・塩分は、有明海と外海で記録されていた水柱の水温・塩分値から補間計算した。密度は水温・塩分・水深から求めた。有明海のデータは有明海浅海定線調査結果から取得した (<http://ay.fish-jfrca.jp/ariake/index.asp>; 図(1)-1, 61 地点)。対象水深は海面から 0 m, 5 m, および 10 m 以深は海底面直上まで 10 m 間隔であった。対象期日は 7 月 7 日 (長崎県海域)、7 月 8 日 (佐賀県)、7 月 7-8 日 (福岡県)、7 月 5-6 日 (熊本県) とした。外海のデータは 8 月 3-4 日に長崎県水産試験場が実施した五島列島西側沖の 15 地点の水質観測の結果を使用した⁴⁾。対象水深は海面から 0, 10, 20, 30, 50, 75, 100, 150, 200 m (得られる最大水深まで) および海底直上であった。

取得した水温・塩分データは調査地点ごとに 1 m 間隔で鉛直方向に線形補間した (図(1)-2)。水温は、POM の付属プログラム (grid.f) により水深ごとにポテンシャル水温に変換した。つぎに、各水深におけるポテンシャル水温と塩分を水平 2 次元でクリギング補間して求めた。ただし、上記手順により算出された直交座標系による空間 3 次元の補間計算値のうち、陸上および海底面下の格子座標についてはポテンシャル水温・塩分ともに値を 0 とした。つぎに、これらの値を直交座標系から全層数 10 の σ 座標系に移した。このとき、各層の値はもとの直交座標系における上下至近の z -座標値から線形補間して求めた。最上層・最下層の値は直交 z -座標の至近値を採用した。さらに、各層のポテンシャル水温・塩分の値から密度を算出した。

有明海のポテンシャル水温・塩分・密度は本計算の開始時に POM に取り込ませた。外海の西側・南側の開境界 x - z 断面と y - z 断面には、上記 8 月 3-4 日の値を外部計算モードの時間間隔ごとに与え続けた (図(1)-3)。



図(1)-2. 空間 3 次元補間の模式図。A: データを取得した状態。茶色の部分は海底であり、横線は海面を表す。赤丸はデータが存在する点を示す。B: 鉛直方向に線形補間を行った。C: 水平方向にクリギング補間を行った。D: 直交座標から σ 座標に変換した。

【気象変数】計算領域と周辺部 28 地点における 7 月 17 日～9 月 5 日の毎時間の気象データを、気象庁 AMeDAS の観測値より取得した (図(1)-1 ; <http://www.jma.go.jp/jma/index.html>)。これには、風速・全天日射量・気温・大気圧・大気水蒸気圧・湿度・降水量・雲量 (0-1) が含まれる。これらのデータおよび派生値を内部モード計算間隔ごとに POM に取り込み、風応力と大気-海面間の熱フラックスの計算を行った。ここでは、隣り合う実際の観測時刻間で線形補間を行った。

風応力。柳 (1993: 66-67)⁵⁾に従い、風速の東方・北方成分を全グリッド・セルにわたってガウス補間した。さらに、風応力の両成分を grid.f により算出した。

大気—海面間の熱フラックス。熱フラックスは[(大気からの短波放射) - (海面からの長波放射) - (海面からの潜熱輸送) - (海面からの顕熱輸送)] で定義され、冒頭に挙げたすべての気象データに基づき計算した。計算領域における水平 2 次元補間では、全天日射量はクリギング補間、風速はガウス補間、他のすべての変数は逆距離加重法による補間を行った。

河川流量。有明海に注ぐ一級河川（六角川、嘉瀬川、筑後川、矢部川、菊池川、白川、緑川）の流量を境界条件に与えた。日流量を国土交通省 水 文 水 質 デ ー タ ベ ー ス HP (<http://www1.river.go.jp/>) から取得した。流量を海底地形図上の河口断面積で割って流速を求め、東方・北方成分に分け、外部モード計算間隔ごとに POM に取り込んだ（各日にちで同じ値）。このとき、河口の水温は隣接するグリッド・セルの海水温と同じ値とし、塩分は 0 とした。

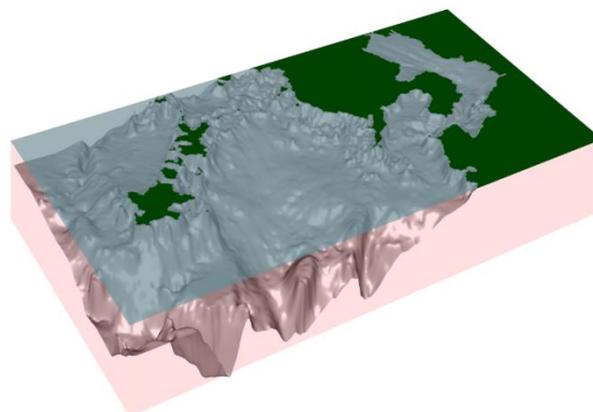
【精度確認】POM による流動場の再現精度を確認するため、計算領域内の検潮所の潮位データを JODC から取得した。検潮所は長崎、口之津（長崎県）、三角（熊本県）とした。一方、検潮所の位置に相当する地点の潮位データを POM 計算結果から抽出した。検潮所と POM の潮位データを地点ごとに最小二乗法により調和分解し、主要 4 分潮 (M_2, S_2, K_1, O_1) の振幅と位相について相関と分散を求めた。分散は、検潮所と POM の値の差の平方和を自由度 ($2 = \text{検潮所数} - 1$) で割って求めた。振幅値の合致度を高めるため、観測値と計算値の比を計算値に乗じて調整した。位相については、満潮時刻の時間差を計算値に加えた。計算は直前の値から改善がみられなくなるまで繰り返した（最大 4 回）。

【粒子追跡計算】以上の条件設定のもとで、POM で再現された 3 次元流動場に ID 付きの仮想スナモグリ幼生粒子を配置し、その輸送経路を追跡した。粒子は基本的に受動的に輸送されるが、水柱での鉛直移動も行う（後述）。時刻 t において座標 (x_t, y_t, z_t) 上に存在する粒子の Δt 時間後の座標 $(x_{t+\Delta t}, y_{t+\Delta t}, z_{t+\Delta t})$ は、ラグランジュ的記述による以下の式から求めた（ラグランジュ微分で用いるテイラー展開の 2 次以上の残差項は無視した）⁶⁾。

$$\begin{aligned} x_{t+\Delta t} &= x_t + u_t \times \Delta t + \frac{\partial u_t}{\partial x} \times u_t \times \Delta t^2 + \frac{\partial u_t}{\partial y} \times v_t \times \Delta t^2 + \frac{\partial u_t}{\partial z} \times w_t \times \Delta t^2 \\ y_{t+\Delta t} &= y_t + v_t \times \Delta t + \frac{\partial v_t}{\partial x} \times u_t \times \Delta t^2 + \frac{\partial v_t}{\partial y} \times v_t \times \Delta t^2 + \frac{\partial v_t}{\partial z} \times w_t \times \Delta t^2 \\ z_{t+\Delta t} &= z_t + w_t \times \Delta t + \frac{\partial w_t}{\partial x} \times u_t \times \Delta t^2 + \frac{\partial w_t}{\partial y} \times v_t \times \Delta t^2 + \frac{\partial w_t}{\partial z} \times w_t \times \Delta t^2 \end{aligned}$$

ここで、 u, v, w は粒子の存在地点における東方、北方、鉛直上向きの流速を表す。これらの値は、粒子を囲むグリッド・セルの 8 つの格子点の流速から逆距離加重法により求めた。粒子輸送の計算間隔は 1 分間とした。1 分後の粒子の位置が陸上あるいは海底と予測されるときは、粒子の動きを一時的に止めた。

幼生粒子の初期配置。計算領域内でスナモグリが生息する 26 個の主要な砂質干潟のうち、富岡



図(1)-3. 計算領域の海底地形と開境界面 (赤枠)

湾干潟の局所個体群サイズが最大であり、メタ個体群全体の 70%を占めていた。本計算では、全体の 0.05%以上の局所個体群サイズをもつ 20 個の干潟を対象とした。粒子の初期配置場所は富岡・鬼池・登・黒崎・佐伊津・茂木根・広瀬川・志柿・大矢野・樋合・太田尾・赤瀬・御輿来・飯香浦・前浜 A・前浜 B・大江・龍石・須川・蒲河の各干潟とした（図(1)-4A の No. 1~No. 20）。配置範囲内の 0.1 m の水深にそれぞれ 10000・565・127・287・530・176・110・120・1245・14・12・26・659・11・8・26・51・98・96・88 個の粒子を無作為に配置した（個数は局所個体群サイズに比例させた）。

幼生粒子の放出日時。富岡湾干潟では、スナモグリ幼生の放出は大潮の夜間の満潮時から下げ潮にかけて集中して起こることが確認されている。計算開始日は富岡湾干潟に合わせ、すべての干潟で一斉に 1994 年 7 月 22 日 20 時とした（実際の満潮時刻）。夏季、有明海湾口部の満潮時刻は、富岡湾を含む外海における時刻から約 40 分間遅れる。本計算では、有明海の干潟でやや早めに粒子を放出させても、その後の輸送過程には実質的に影響を及ぼさないと仮定した。

水柱における幼生粒子の発育と鉛直移動を組み込んだ輸送計算。スナモグリの幼生期はゾエア 6 期と干潟に回帰するデカポディッド期から成る。夏季の水柱での平均生息水深の水温（21°C）で飼育するとデカポディッド期に達するまで 25-35 日間（Day 1-Day 11）かかり、出現頻度分布は 30 日目をピークとする正規型をなす（平均位置 Day 5.04；標準偏差 1.44 日間）。デカポディッド幼生の寿命は 6 日間である。（以上、Tamaki et al. (2013)⁷⁾に基づく）。

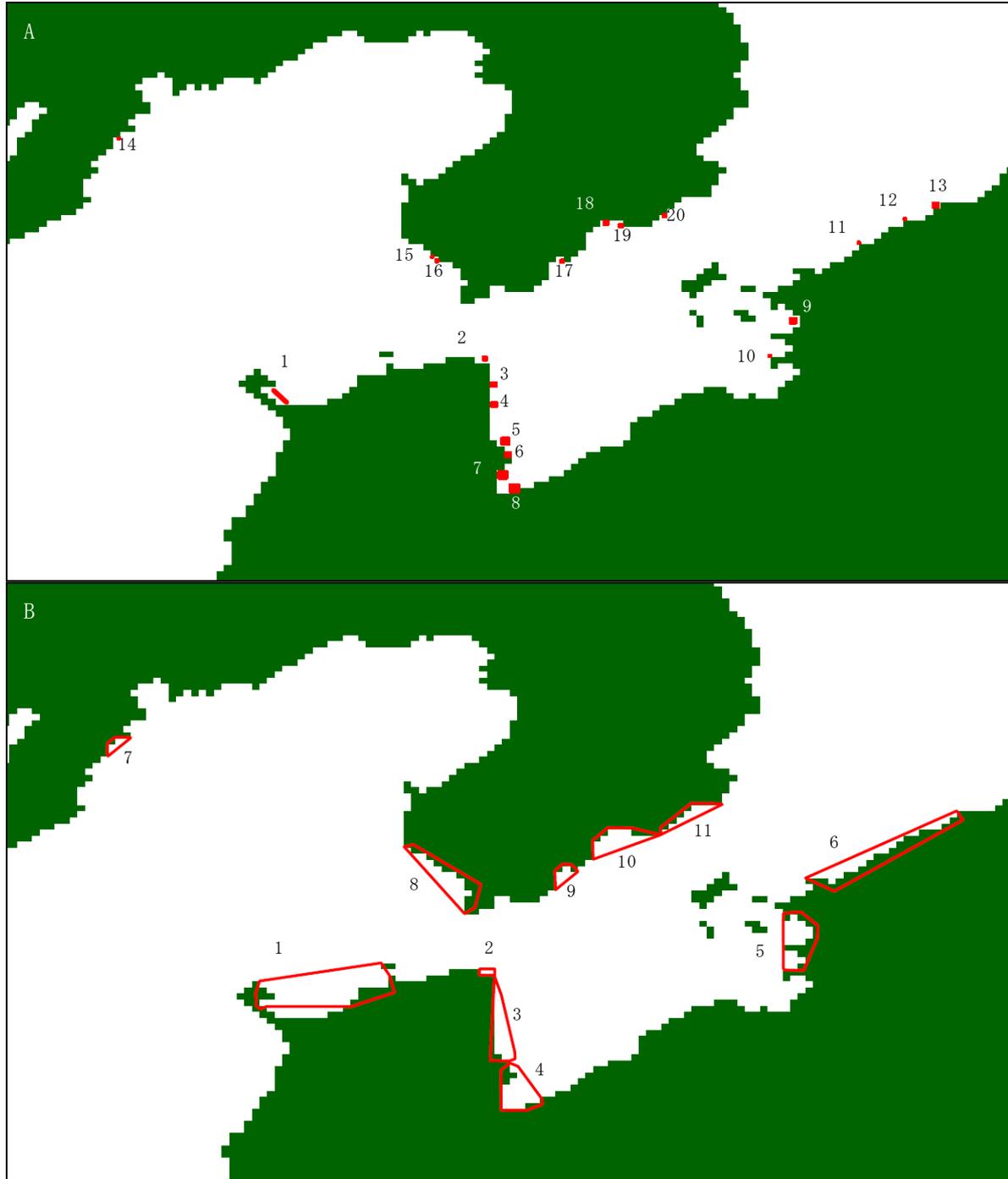
天草灘の水柱における幼生は、ゾエア期全体で平均すると水深 41.9 m に生息する。そこで、「大潮の夜間満潮時に放出された幼生は、生育海域に出ると水深 41.9 m まで下降する」という条件を本計算に設定した。このとき、放出から何時間後にこの水深に引き下げるかにより、浅い場所に取り残される粒子と本水深に位置する粒子の数が増減し、これがその後の粒子全体の輸送過程に影響を及ぼす。そこで、予備計算として、各干潟において水深 0.1 m に 25000 個の粒子を配置し、水平 2 次元で 3 日間、粒子追跡計算を行い、水深 41.9 m 以深の海域範囲に存在する粒子を毎時間計数した（図(1)-5 の A）。その結果から、最も早く多くの粒子が 41.9 m 以深の範囲に入った時刻を、（干潟ごとの）粒子の引き下げ時刻とした。これらの時刻を計算条件に組み込んだ。

ゾエア期の幼生は夜間の上げ潮時に水深 25 m に浮上し、それ以外のときは平均水深 41.9 m に生息する⁸⁾。この条件を本計算上で再現するため、粒子にゾエア期を与え、昼夜と潮汐の条件（上げ潮期間＝干潮時刻～満潮時刻とした）から水深 25 m と 41.9 m のうち一方を選択するよう設定し、水平 2 次元で粒子輸送計算を行った（図(1)-5 の B）。ゾエア期幼生は、デカポディッドに変態すると生息水深と昼夜条件による行動を変化させる⁸⁾。この条件を本計算に組み込むため、計算開始後 25 日目の 20 時 00 分（計算開始時刻を反映）から 24 時間ごとに、0-1 の乱数を粒子に与え、その値がその日の変態確率（上述の正規分布確率）以下であればデカポディッドに変態させた（図(1)-5 の C）。デカポディッド幼生の最も多くの個体は、夜間に水深 0.1-2.0 m に浮上し、日中は海底に留まるといった鉛直移動を行う。本計算では、夜間に水深 0.1-2.0 m において空間 3 次元で粒子を輸送し、日中は輸送を停止した（図(1)-5 の D）。また、変態後 6 日以内に干潟に到着しなければ死滅するという条件（図(1)-5 の E）を設定した。これ以外の幼生の生残条件に関しては、ゾエア期・デカポディッド期を通して生残率は 100%とした。

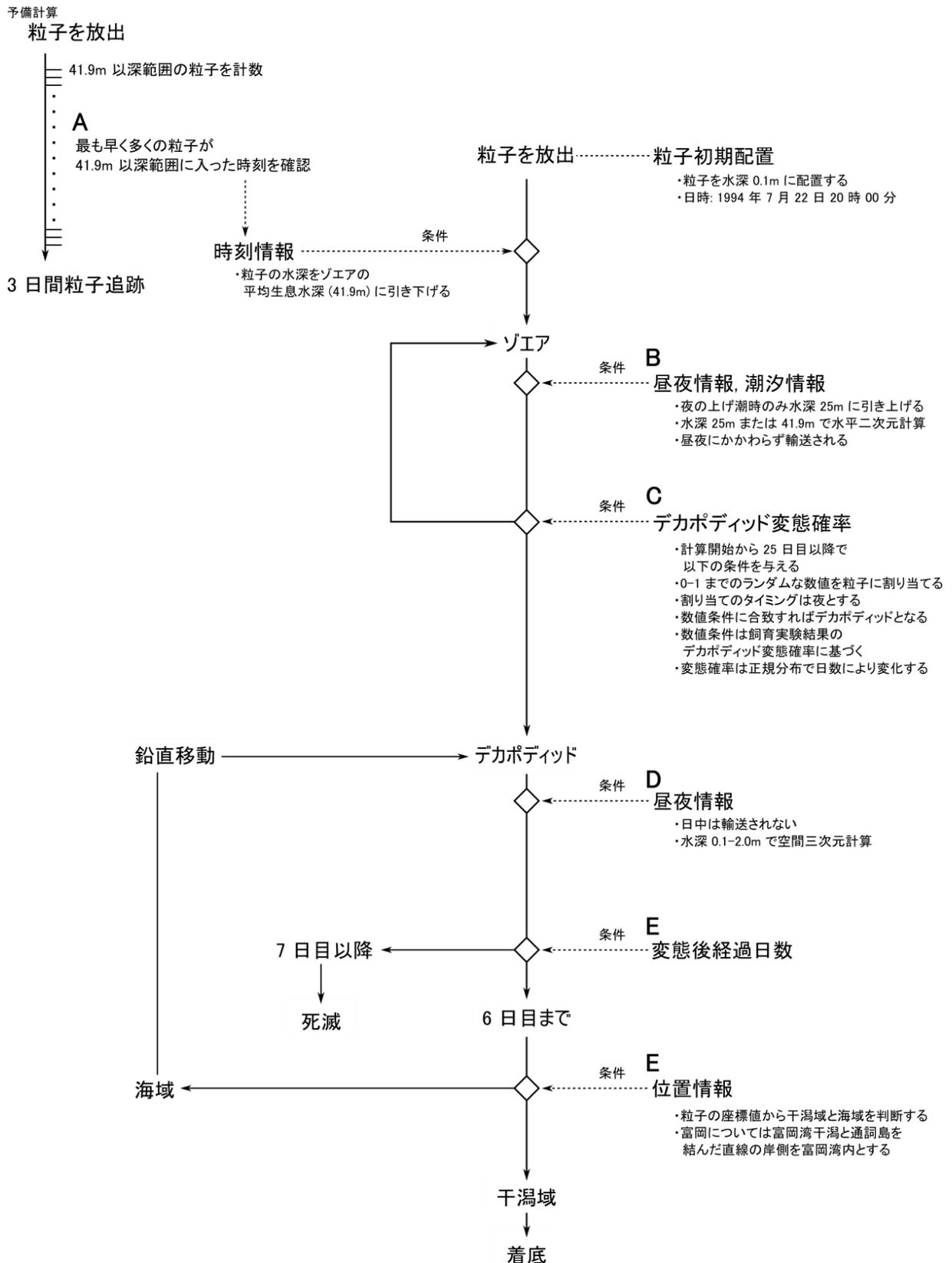
仮想デカポディッド幼生粒子が到着する干潟の範囲については、ゾエア I 期幼生の出発干潟を複数カ所統合し、やや沖合まで含めた広めの範囲を設定した。その結果、富岡湾・鬼池・天草下島

東岸・本渡・大矢野島西岸・三角北岸・飯香浦・前浜・大江・龍石・蒲河の 11 カ所に集約された（図(1)-4B の No. 1～No. 11）。デカポディッド幼生の生存期間内に干潟に到着した粒子については輸送計算を停止し、計算終了日まで生残させた。

以上の条件下で 47 日間の本計算を行い、定義到着範囲に回帰した粒子を計数した。



図(1)-4. 粒子初期配置。A. 粒子配置干潟。図中通り番号は順に富岡・鬼池・登・黒崎・佐伊津・茂木根・広瀬川・志柿・大矢野・樋合・太田尾・赤瀬・御輿来・飯香浦・前浜A・前浜B・大江・龍石・須川・蒲河を表す。B. 到着粒子計数範囲。通り番号は順に富岡湾・鬼池・天草下島東岸・本渡・大矢野島西岸・三角北岸・飯香浦・前浜・大江・龍石・蒲河を表す。



図(1)-5. 粒子追跡モデルのフローチャート。粒子の初期配置から粒子が干潟域に着底するまでの一連の条件を表す。フローチャートの上から順に時間が経過し、A. 41.9m への引き下げ条件、B. ゾエア期の生態情報、C. デカポディッドへの変態条件、D. デカポディッド期の生態情報、E. 干潟への着底条件を組み込むタイミングとその詳細を示す。

b. イボキサゴ幼生輸送の数値実験を実行するための条件設定

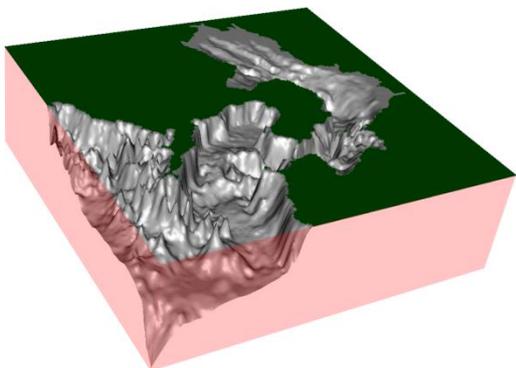
本種はスナモグリと比べ局所個体群の分布範囲が狭く、浮遊幼生期間が短い。そこで、計算領域を狭く、計算期間を短く設定した。本種は 10～11 月の 3 回の小潮時に集中して放卵・放精し、幼生は最短 3 日間で干潟に着底する。幼生の初期生残率の急激な低下を踏まえると、実質的に有効な浮遊期間は 9 日間である。以下、スナモグリの場合と異なる条件設定を中心に記す。

【POM の初期設定】有明海全域から橋湾を経て富岡湾干潟と本渡干潟を含む天草灘および長崎半島までを計算領域とした（図(1)-6）。全計算期間、助走計算日数、助走計算期間における出力間隔、本計算期間における出力間隔は、それぞれ 2009 年 10 月 27 日～11 月 18 日（計算日数は 22 日間）、2 日間、1 日間、1 分間とした。計算領域のグリッド・セルの列数と行数はどちらも 205 であった。

【潮汐】潮汐による水位変動は、計算領域の外海境界の南西端地点（図(1)-6、星印）に与えた。

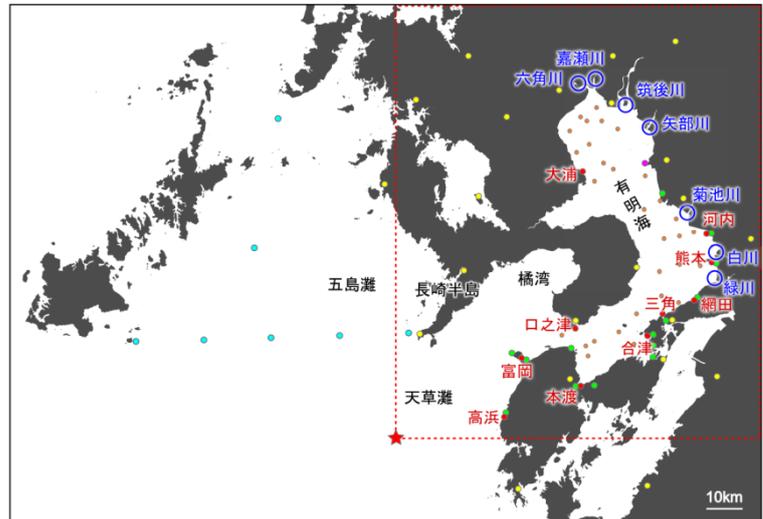
【水温・塩分・密度】有明海浅海定線調査結果から取得した、有明

海の水温・塩分データ地点数は 29 であり、日付は長崎県で 2009 年 10 月 15 日、佐賀県と福岡県で 10 月 19 日、熊本県で 10 月 19、20 日であった。外海水の水温・塩分データについては、長崎県総合水産試験場により実施された長崎～五島間の 7 地点の水質調査データを使用した⁹⁾。水質観測水深は 0 m, 10 m, 20 m, 30 m, 50 m, 75 m, 100 m, 150 m であった。データの取得期間は 2008 年 10 月 7-9 日とした（2009 年についてはデータが取得できなかったため、2008 年のデータを使用した）。外海のデータを与える西側開境界断面および南側開境界断面を図(1)-7 に示す。



図(1)-7.計算領域開境界。赤色部分が開境界面を表す。

【気象変数】気象データは、2009 年 10 月 25 日～11 月 15 日の期間について、気象庁の AMeDAS（観測所：長崎、野母崎、大村、大瀬戸、佐世保、口之津、島原、嬉野、伊万里、白石、佐賀、



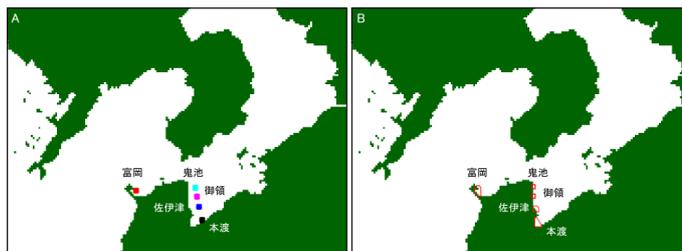
図(1)-6. 流動場の再現領域および環境データ取得地点。赤点線内側は POM の計算範囲、星印は潮位推算地点、橙丸は浅海定線調査地点、水色丸は長崎県総合水産試験場の水質観測地点、青丸は一級河川河口部、赤丸は検潮所、黄丸・緑丸・紫丸は気象データ取得地点であり、それぞれ気象庁の AMeDAS・熊本県知事公室危機管理防災課・福岡県三池海上保安部の観測所を表す。

川副, 久留米, 大牟田, 岱明, 熊本, 三角, 松島, 本渡, 牛深, 八代, 水俣)、熊本県防災情報ホームページ (HP: <http://cyber.pref.kumamoto.jp/bousai/>; 観測所: 松島橋, 大矢野橋, 瀬戸橋, 四季咲岬, 天門橋, 長洲港, 河内港, 熊本港, 網田海岸, 本渡港, 鬼池港, 富岡港, 高浜港, 合津港)、福岡県三池海上保安部 (私信; 観測所: 三池港) より取得した (図(1)-6)。

【精度確認】精度確認に用いた検潮所の観測潮位データは、口之津・大浦・熊本港・網田・三角・本渡・富岡の検潮所について JODC 及び熊本県防災情報 HP から取得した。

【粒子追跡計算】水柱におけるイボキサゴ幼生の 25% は表層に存在する¹⁰⁾。本計算ではこれらの幼生が輸送の有効集団と考え、仮想幼生粒子輸送計算における z_t と z_{t+dt} は常に 0.1 m とした。

粒子の初期配置場所はイボキサゴの局所個体群が存在する富岡、鬼池、御領、佐伊津、本渡の各干潟とした¹¹⁾。粒子に ID および場所別の色を付け、各場所を中心とした 1 km 四方の領域内において 0.1 m の水深に 1000 個の粒子を無作為に配置した (図(1)-8A)。



図(1)-8. 粒子初期配置 (A) と到着粒子の計数範囲 (B)。粒子配置水深はイボキサゴ幼生の生息水深に従い、0.1 m とした。計数範囲は干潟域を考慮し、各干潟位置の海岸から 500 m 沖までとした。

粒子輸送計算間隔は 1 分間とし、回帰粒子の計数範囲は富岡、鬼池、御領、佐伊津、本渡の各干潟に対応する位置の海岸線から 500 m 沖までとした (図(1)-8B)。イボキサゴ幼生の最短浮遊期間 (3 日間) を基準とし、粒子追跡計算開始から 4 日目以降に干潟域に進入した粒子の動きを止め、計数を行った。幼生による干潟間の連結性を検討するため、時系列の粒子計数結果に幼生の生残率¹⁰⁾を乗じ、各干潟の初期配置粒子数で割ることで干潟への回帰率を求め、得られた回帰率に各干潟からの推定幼生放出量を掛けて、幼生の時系列回帰数を算出した。以下にその式を示す。

$$N_d = \frac{(31.647 \times 0.664^d) Pn_d}{IP} \times Pred$$

$$Pred = \frac{Pop}{2} \times 1737.39$$

ここで、 d は経過日数、 N_d は d 日目に到着する推定幼生数、 Pn_d は d 日目における到着粒子数、 IP は初期配置粒子数 (= 1000) を表す。 N_d の右辺の分子第 1 項は幼生生残率である [Mandal et al. (2010)¹⁰⁾ では $2 < d \leq 9$ について求められたが、本研究では 9 日以上でも適用した]。また、 $Pred$ は推定幼生放出量、 Pop はイボキサゴの推定個体群サイズ (1998 年当時、富岡・鬼池・御領・佐伊津・本渡の各干潟において、24,038,658・927,408・181,094,524・124,917,600・668,648,172 個体; Flach and Tamaki (2001)¹¹⁾ 及び玉置 (未発表))、定数項 1737.39 は平均殻幅をもつイボキサゴ雌の 1 腹卵数を表す (雌雄比は 1:1)¹⁰⁾。

2) スナモグリ幼生発育速度の水温依存性を検出する飼育実験

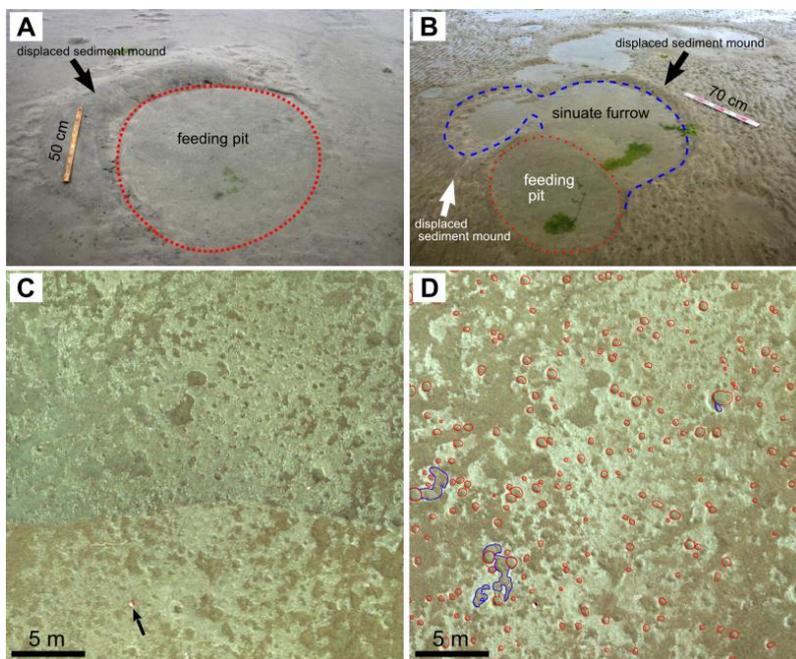
海水温の上昇はベントス幼生の発育期間を短縮し、特に外海における輸送と海岸の成体生息地への回帰の過程に影響を及ぼす可能性がある。

スナモグリ幼生の飼育は 2010 年夏季に実施した先行研究の結果 (水温 21°C で実施) に基づき、2011 年 7~11 月に長崎県総合水産試験場で行った。設定水温は、幼生の平均生息水深の最高値の

24℃、生息水深下限の 18℃、生息水深上限よりやや上方の 25.5℃、水柱表層の 27℃とした。飼育は 30 リットル水槽で行った。水温は冷却機とヒーターによって調節し、水温・塩分値を自記記録した。大潮の干潮時、富岡干潟で幼生放出直前の抱卵個体を採集し、当日の夜間に放出されたゾエア I 期幼生約 6,600 個体を収容した（飼育開始後 0 日目）。給餌は飽食条件で行った。ゾエア I 期には珪藻の *Chaetoceros gracilis* と S 型ワムシ、ゾエア II 期にはワムシのみ、ゾエア III 期以降はワムシとアルテミア・ノープリウスをそれぞれ毎日 1 回与えた（デカポディッド期の個体は摂餌しない）。毎日 15 個体ずつ幼生を取り上げ、ホルマリンで固定した。デカポディッド期個体を最大限回収するため、原則としてゾエア VI 期の出現率が 100%になったとき、幼生の採取を中止した。ゾエア期の成長率と生残率の推移をみながら、幼生の取り上げ間隔と採取日を調節した。途中で取り上げた幼生の総個体数を初期収容個体数から減じた値に対するデカポディッド期総個体数の割合を生残率と定義した。

3) 空撮による干潟のアカエイ摂餌痕の分布と密度の解析

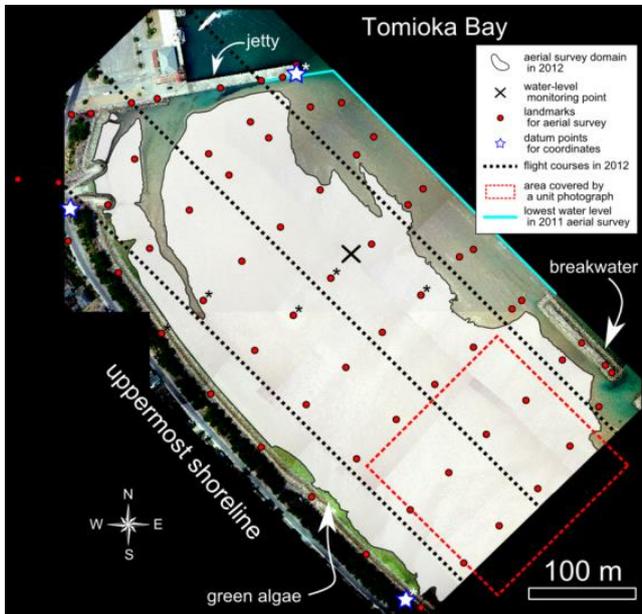
アカエイのスナモグリ捕食活動に伴う砂質干潟の攪乱の程度を把握するため、富岡湾干潟の空撮調査と撮影画像解析を実施した。本干潟の砂層の厚さは 30–60 cm であり、その下には貝殻層がある。エイは毎年 5 月下旬–10 月の間、出現して摂餌痕を残す。これには回転楕円体を半分に縦断したもの（以後、楕円状摂餌痕：長軸・短軸径の最小値は 20 cm・15 cm）、及び、これにときどき付随する屈曲した浅い溝状摂餌痕の 2 つの型がある（図(1)-9A,B）。前者はスナモグリを掘り起こすための「主掘削痕」であり、後者は前者の行動直前の「助走」に伴ってできると考えられ、大型個体の摂餌痕のみに見られる。摂餌痕は周りの砂の流入によって、2–5 日間で埋まる。



図(1)-9. 富岡湾干潟におけるアカエイの摂餌痕画像。(A,B) 地表撮影画像：赤色の囲みは楕円状摂餌痕、青色の囲みは溝状摂餌痕。傍らに掘り出された砂が堆積している。干潟表面の小さな黒点はスナモグリの巣穴開口部。(C,D) 2012 年の空撮画像：同一場所の 1 日間の変化を示す。赤色の囲みは新しく生成された楕円状摂餌痕、青色の囲みは同、溝状摂餌痕。矢印は対空標識板 (20cm 四方)。

1 日間に生成される摂餌痕の分布を把握し、個数・面積・体積の各密度を推定するため、干潟の空撮を 2011 年の夏季（小型無人機使用）と 2012 年の夏季（実機使用）の大潮干潮時に実施した。また、干潟上を歩いて見出された新鮮な摂餌痕について、最深部の深さ–面積間の回帰式・体積–面積間の回帰式を確立しておき、空撮で検出された摂餌痕の面積から、掘られた深さと掘

り出された砂の体積を推定した。空撮域は干潟北西端の $107,516 \text{ m}^2$ (海岸線に沿って 540 m) の区画に設定した (図(1)-10)。このときの干潟上の水位変動を記録するため、水圧計を設置した (Wave Hunter 99, (有) アイオーテック)。夏季、本海域では、昼間の大潮の最低低潮面は高位・低位を2週間ごとに繰り返す。2012年の空撮時には水位は高く、干潟の岸から沖への最大干出距離は 240 m であったのに対し、2011年にはさらに $20\text{--}60 \text{ m}$ 沖まで干出した。



図(1)-10. 富岡湾干潟 (図 (序) -1) の北西部に設けた空撮域。白色部分が2012年の空撮範囲、さらにその沖の茶色の小区域を含めた全体が2011年の空撮範囲。海岸線に平行な3本の点線は飛行ルート。赤点線の囲みは単位撮影画像の一例。赤の小丸は干潟に置いた対空標識板の位置を示す。

a. 2012年の空撮

空撮は8月17日・18日の各最干潮時を含む30分間に、(株)九州航空(大分市)が実機ヘリコプターにより実施した。また、干潟の地形測量と正射投影カラーモザイク画像の作成も同社が実施した。撮影高度は 225 m であり、海岸線に平行な3本の線に沿って飛行した (図(1)-10)。カメラは空撮用の Hiei SE II α (Osaka Optical Industry, Co.) を使用し、写真縮尺は $1/1500$ を目標とした。単位画像は地表 172.5 m 四方を覆い、隣り合う画像間の平均重複率 72% で撮影し、各日にち 65 枚・ 68 枚撮影した (このうち実際に使用した画像は 31 枚・ 35 枚)。

撮影画像には内部標定処理 (単位画像の歪み補正) と外部標定 (相互標定と絶対標定) 処理を施した。相互標定とは、隣接する2枚の単位画像から光学モデルを作成する工程である。そのためには、重複部分に6個以上の対空標識点を写し込む必要があり、空撮域全体で20あるいは 50 cm 四方の標識板を65個設置した (図(1)-10)。これらの3次元座標を決める基準点として、空撮域近くにある3つの国土地理院二等水準点を使用した。また、これらに基づき、新水準点を1つ設定した。測量には光波測距儀 (SOKKIA SET3030R, Topcon, Co.) を使用した。干潟の標高は、富岡湾の南方 6 km に位置する気象庁の苓北検潮所における平均海面からの高さで表した。測定誤差 (平均 \pm 標準偏差) は経線上 $2.86 \pm 0.71 \text{ cm}$ 、緯線上 $0.72 \pm 0.81 \text{ cm}$ 、高度上 $1.74 \pm 0.69 \text{ cm}$ であった。絶対標定とは、各光学モデルを地表座標系に関連づける工程である。まず、干潟面上への正射投影画像を得るために、 20 cm ごとの標高線図を作成した (不規則三角状ネットワークとして表現されるデジタル標高モデル)。つぎに、単位画像を本モデルに貼り付けた。さらに幾何学補正を施した後、すべての正射投影単位画像を結合して、干潟全体の正射投影モザイク画像を完成した。その解像度 (画素の辺長 1.8 cm) は最小摂餌痕の検出に十分であった。

各日にちの画像はパソコン画面上で別のレイヤーとして表示し、これらを肉眼で比べることで1日間にできた摂餌痕を検出した(図(1)-9C,D)。摂餌痕は実物の1/10の大きさに新レイヤーに表示し、輪郭をなぞった。楕円状及び溝状の摂餌痕は別の色を施した。これらの面積は、ImageJ 1.46r (<http://imagej.nih.gov/ij/>) を使い、画素(面積 3.24 cm²) 総数で測定した。最小摂餌痕の大きさは対空標識板の面積(0.04 m²) に近く、画像上での値は $0.047 \pm 0.004 \text{ m}^2$ (平均 ± 標準偏差、 $N = 24$) であった。さらに、両型の摂餌痕それぞれに2値化処理を施し、通し番号をつけた(同一摂餌痕の構成ピクセルには同じ番号を振った)。各摂餌痕の代表地理座標は全構成ピクセルの平均位置とした。

b. 摂餌痕の深さ・体積量の推定

項目 a で検出されたエイ摂餌痕の面積から最深部の深さと体積を推定するため、2012年の秋季に干潟上で、1日以内前(=新規)に生成されたとみなせる楕円状摂餌痕を見つけ、諸元を測定した。新規生成の判断は、以前に確立されていた面積(A, m^2)に対する最大深さ(D, cm)の回帰式($D = 0.7 \times (10^4 A)^{0.3}$)との適合度で判断した。その結果、35個の楕円状摂餌痕、及び付随する17個の溝状摂餌痕が選ばれ、深さに関して前者は最深部の値を、後者は複数カ所の値を測定し、後者については平均値を求めた。つぎに、高さ2mの逆L字型棒の水平部先端に取り付けたデジタルカメラで摂餌痕とスケール尺の正射投影写真を撮影した。さらに、摂餌痕を周りの砂で体積を量りながら埋め戻し、合計体積を求めた。

楕円状摂餌痕については、面積に対する深さ・体積の最良回帰式、また溝状摂餌痕については面積に対する体積のそれをAIC(赤池情報量基準)に基づいて確立した。新規生成摂餌痕の個数・面積・体積の各密度の空間変異は10m四方のグリッド・セルに基づいて吟味した(完全セル総数934;干潟干出域の端の不定形セル総数267)。各セルに含まれるすべての楕円状および溝状摂餌痕それぞれの面積・体積を合計し、面積密度($\text{cm}^2 \text{m}^{-2}$)と体積密度($\text{cm}^3 \text{m}^{-2}$)を求めた。

c. 干潟のスナモグリ個体数密度と砂層の厚さ

干潟全体のスナモグリ密度の調査を2011年(120地点)、2012年(138地点)、2013年(39地点)の6-7月の大潮干潮時に行った。本種は干潟表面に2個の開口部をもつY字型の巣穴に1個体ずつ棲む。50cm四方の方形枠2個分の巣穴開口部数から個体数密度を推定した。砂層の厚さは堅い棒を貝殻層に突き当たるまで刺し込み測定した。干潟全体でのスナモグリ密度と砂層の厚さの空間分布は“R”¹²⁾を使い、2m四方のグリッド・セルを単位としてクリギング補間して求めた。

d. アカエイの大きさ別の摂餌域

干潟におけるアカエイの摂餌域を魚体の大きさ別に特定するため、固定カーネル法¹³⁾により、2012年の空撮画像で得られた摂餌痕の地理座標の分布を解析した。魚体の大きさは楕円状摂餌痕の面積に反映されていると仮定した。その面積頻度分布図を作り、面積値に応じて6つの群に分けた[小さい方から順にG1(=Group 1)~G6]。本報告書では主摂餌域をホームレンジと呼び、“R”により、各群の50%ホームレンジ(コア・ホームレンジ)と95%ホームレンジ(ホームレンジ範囲)を推定した。

e. 餌密度と干潟標高に応じた、アカエイの大きさ別の摂餌域

干潟におけるアカエイの餌（スナモグリ）密度と標高に対する選択性を、魚体の大きさ別に吟味するため、一般化線形モデルのあてはめを“R”により行った。2012年の空撮域におけるすべての楕円状摂餌痕観測地点の地理座標に対して、完全ランダム配置された地点の座標を“R”の“splancs”パッケージにおける“csr”関数を使って設定した。観測地点には通し番号を付け、観測地点と同じ番号を有するランダム配置地点は元の摂餌痕面積を割り振った。各G群において、ランダム配置地点セットは餌密度と標高に対する選択性がない場合として扱った。観測地点とランダム配置地点の餌密度・標高は、それぞれ2012年のスナモグリ個体数密度調査結果とデジタル標高モデルに基づき、Pebesma (2004)¹⁴⁾に従ってクリギング補間して推定した。スナモグリ密度調査の範囲は空撮域よりも海岸線に沿って90 m短く、両者の共通部分について解析した。各G群における一般化線形モデルのあてはめでは、説明変数は餌密度と干潟標高とし、応答変数は観測地点で1、ランダム配置地点で0の2値を割り振った。任意の座標地点における応答変数値は、ここが摂餌痕である確率を表す。説明変数として、餌密度のみ、標高のみ、餌密度と標高の両者、両者とも関係無し（帰無）、を採用する4通りのモデルを考え、それぞれ2項確率分布を仮定した。最良適合モデルはAICに基づいて選択した。最良適合度は上記のランダム配置の結果ごとに異なる。そのため、乱数発生を99回繰り返し、各モデルが選択される割合を求めた。

f. 2011年の空撮

空撮は、7月31日の最干潮時を含む2時間に、(株)快適空間(福岡市)が小型無人ヘリコプターにより実施した。この空撮結果の一部は、2012年の空撮時、干潟の最低潮帯が冠水していたため写らなかった区域(図(1)-10)の摂餌痕データを補填するために使った。無人機はGPS(MK-GPS 1.1, HiSystems GmbH, Co.)を備え、あらかじめ入力された地理座標に従って自律飛行する。搭載カメラはEOS Kiss X4(Canon, Inc.)であった。機体は高度50 mで海岸線に平行に飛行させた。機体の位置をパソコン画面上で追跡しながら、予定された地点ごとに遠隔操作で撮影した。単位画像は地表の約93 m × 62 mを覆い、隣り合う画像間の平均重複率30~70%で200枚撮影した。また、22個の15 cm四方の対空標識板を設置しておいた。正射投影カラーモザイク画像は(株)E-System(広島市)が作成した。空撮域を23個の区画に分け、それぞれを構成する単位画像を結合して1つの画像とした。無人機に入力したGPS座標に基づき、各結合画像の上に緯経線を秒単位で書き込んだ。

各結合画像はフリーウェアQuantum GIS 1.8.0¹⁵⁾を使ってパソコンに取り込んだ。干潟全体に直径20 mの円を55個ランダムに配置し、それらに含まれるすべての楕円状摂餌痕を表示画面上でなぞった。対空標識板の面積(0.0225 m²)の画像上での値は0.0308 ± 0.0055 m²(平均 ± 標準偏差)であった。

(2) 鈴木利一

スナモグリのゾエア幼生の体長は2~4 mmである。このサイズの動物プランクトンは海洋水柱中の食物連鎖において第二次消費者の栄養階層に位置し、一回りサイズが小さい草食性の動物プランクトンを摂餌していると一般に考えられている¹⁾。また、このゾエア幼生には大きく発達した複眼が2つ備わっている。複眼が発達している動物プランクトンは、視覚を使って餌生物を認

識し、水流を起こして餌生物を引き寄せるのではなく、自ら餌生物に向かって移動し捕獲するような raptorial feeding (捕獲摂食) という摂餌様式をもつと一般に考えられている²⁾。

しかしながら、安定同位体元素 ($\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$) を使って餌量生物を推測する研究の予備調査において、「スナモグリのゾエア幼生は、3~10 μm サイズのプランクトンを主に摂餌している可能性がある」という速報が得られた (梅澤、私信)。個体サイズが3~10 μm のプランクトンのほぼ全ては単細胞生物であり、游泳装置を持たず自ら泳いで移動することができない珪藻や、鞭毛や繊毛といった游泳装置を有するものの、移動能力が小さい鞭毛藻 (虫) や繊毛虫が大多数を占める。この様な小型のプランクトンを捕獲するために、濾過摂食という摂餌様式を用いる後生動物プランクトンは多い。游泳肢等で水流を起こし、その水流に引き込まれて流れてくる游泳力の弱いプランクトンを付属肢等で濾し取り、それを口に運んで摂餌する方法である。この摂餌方法を使用する甲殻類は、スナモグリ幼生の個体サイズよりも小さいものが多く、また、濾過摂食には視覚を必要としないために複眼は発達していない場合が多い。

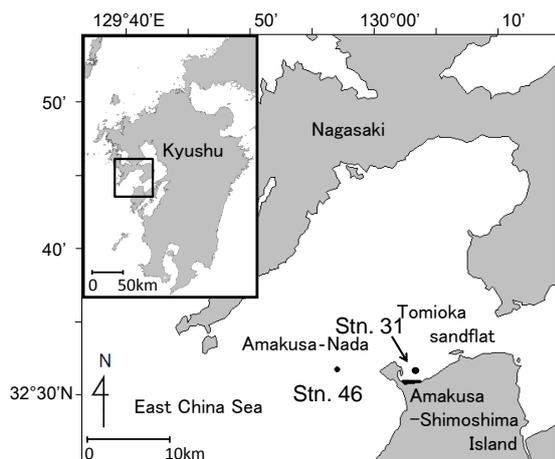
スナモグリのゾエア幼生は、飼育条件下においては、植物プランクトンの珪藻だけではなく、動物プランクトンのアルテミアやワムシなどを餌量生物として与えられ、実際に摂餌していることが確かめられている³⁾。しかしながら、このゾエア幼生が浮遊する現場の海域において、どのようなプランクトンを主に食べているかについて調査された例は皆無である。人為的な影響を与えずに、ゾエア幼生が現場海域で摂餌しているプランクトンを直接観察することは困難なために、ゾエア幼生の口部とその周辺の付属肢の形態、消化管の内容物、付属肢の動作やそれによって引き起こす水流等を詳細に観察し、ゾエア幼生の摂餌様式を推測し、餌生物を把握することが第一の目的である。また、餌として摂餌することが可能なプランクトンが、現場海域にはどのくらい存在するのか、また、その量がスナモグリの成長を支えるために十分な量であるのか否かを把握することが第二の目的である。具体的には、以下の5つの項目について調査・把握した。

- (1) 口部付属肢と口部の形態・構造の把握
- (2) 消化管内容物の把握
- (3) 付属肢の動きと水流の把握
- (4) 現場海域における餌生物量の把握
- (5) 餌生物が十分であるか否かの考察

なお、この中項目は宗宮 麗 氏の協力を得て実施した。

1) スナモグリ幼生の口部付属肢と口部の形態・構造の把握

水界の栄養段階におけるスナモグリ幼生の帰属を明らかにするため、幼生の摂餌器官の形態観察、摂餌様式の観察、消化管内容物と水柱の潜在的な食物源の把握を行った。天草灘の測点 (Stn. 46) を主要な調査・採集測点とした (図(2)-1)。長崎大学水産学部の練習船 (鶴洋丸) の調査航海 (2012年6月11日~13日、7月10日~12日、8月7日~10日、9月8日~10日、2013年6月27日~29日、7月10日~12日、8月7日~9日、9月4日~6日) で調査測点に向かい採集を行った。稚魚ネット (口径 1.3 m、側長 4.5 m、目合 0.33 mm) を用いて、水深 40m、船速 3 ノットで 10 分程度曳網した。採集した動物プランクトン試料を中性ホルマリンで固定し、研究室に持ち帰った。実体顕微鏡下で試料を観察し、スナモグリのゾエア幼生を拾い出し、解剖針やピンセットを用いて口部や付属肢をもぎ取った。



図(2)-1. スナモグリの子エア幼生や、餌候補となる微小プランクトンを採集した測点。Stn. 46は、北緯32度32.0分、東経129度57.2分。Stn. 31は、北緯32度32.0分。

a. 光学顕微鏡観察

ゾエア幼生の口部と付属肢を脱塩水に浸して脱塩し、カバーグラスに載せ、アパチ封入液で封入し、カバーグラスをかぶせてプレパラートを作成した。そのプレパラートを正立顕微鏡（Nikon E600）と倒立顕微鏡（Olympus IX71）を用い、明視野あるいは微分干渉で観察した。

b. 走査型電子顕微鏡観察

ゾエア幼生の口部と付属肢を脱塩水に浸して脱塩し、グルタルアルデヒドに置換した。その後、アルコールシリーズ（エタノール濃度 30, 50, 75, 95, 100%）で脱水し、 t -ブチルアルコールに置換した。アルミカップ容器中で t -ブチルアルコールに浸したまま凍結し、JEOL社のJFD-320NIを用い温調を“L”に設定して凍結乾燥を行った。直径1cmのアルミ製SEM試料台の上に乾燥処理を行った試料を接着し、JEOLのオートファインコータJFC-1600を用いてプラチナ金属でスパッタリングを行い、走査型電子顕微鏡（JEOL社JSM-6390A）で観察した。

2) スナモグリ幼生の消化管内容物の把握

天草灘のStn. 46で採集し、中性ホルマリンで固定したスナモグリゾエア幼生を用いた。実体顕微鏡下で拾い出した個体から、付属肢と游泳肢をできるだけ取り外し、消化管以外の組織もできるだけむしり取り、消化管とその周りに付着しているわずかな組織のみを観察対象試料とした。この試料を脱塩水に浸して脱塩し、アルコールシリーズ（エタノール濃度 30, 50, 75, 95, 100%）で脱水し、マウントメディア封入液でスライドガラスとカバーグラスの間に封入し、永久プレパラートを作成した。正立顕微鏡（Nikon E600）に100倍の油浸対物レンズを取り付け、明視野あるいは微分干渉で観察した。消化管や組織を透かして消化管内の内容物を観察し、内容物中に存在する珪藻の被殻やその破片等を観察・分類した。

3) スナモグリ幼生の付属肢の動きと水流の把握

天草灘のStn. 46において、口径60cm・側長1.5m・目合0.33mmのプランクトンネット（曳網中にプランクトンを傷めつけないように、コードエンドを改造しサイズを大きくした）を用いて、動物プランクトンを採集した。水深20~40mの層を約0.5ノットの速度で5分間曳網した。採集

したプランクトンを生かしたまま研究室に持ち帰り（採集場所から研究室までの所要時間は3～4時間）、実体顕微鏡（Nikon SMZ 1500）あるいは倒立顕微鏡（Olympus IX71）で行動を観察した。

動きまわるスナモグリ幼生を顕微鏡の視野内にとどめるため、瞬間接着剤をもちいて毛髪を幼生の背面に固定し、ゾエア幼生の移動の範囲を制限した。また、可視光の照明下では、幼生は暴れて不自然な行動しかとらないために、赤外線照明下（赤外線透過フィルターで照明の可視光をカット）で赤外線に感度を持つ CCD ビデオを用いて行動を記録した。なお、付属肢の運動に伴う水流の解析については、珪藻や微細なゴミの移動を追跡することで行った。

4) 現場海域におけるスナモグリ幼生の餌生物量の把握

天草灘の Stn. 46 あるいは Stn. 31 において、2011 年では 6 月 21 日、7 月 23 日、8 月 10 日、また、2012 年では 8 月 7 日、8 月 9 日に、長崎大学練習船鶴洋丸より CTD-RMS にて各層採水を行った。試水中のプランクトンを酢酸ルゴール固定液で固定した。固定した海水試料を研究室に持ち帰り、枠付きスライドグラスに入れ、カバーグラスをかぶせ、倒立顕微鏡（Olympus IX71）で対物レンズ 20～60 倍を用いて検鏡した。出現した微小プランクトンを計数し、各個体のサイズ、分類も調査した。

5) スナモグリ幼生の餌生物が野外で十分であるか否かの考察

餌候補となる微小プランクトンの天草灘における現存量が、スナモグリ幼生の餌要求量を満たすか否かを把握するための試算を試みた。スナモグリ幼生のゾエア I 期とゾエア VI 期のそれぞれの個体体積を近似図形より推定し、ゾエア I 期から VI 期までに要する時間を与えることによって、体積増加率 (r) を計算によって求めることができる ($r = [\log_e(\text{ゾエア VI 期の個体体積}) - \log_e(\text{ゾエア I 期の個体体積})] / \text{ゾエア I 期から VI 期までに要する時間}$)。この体積増加率に、ゾエア幼生の個体体積を掛け合わせることで、単位時間当たりのゾエア幼生個体体積の増加量が算出できる。後生動物プランクトンの一般的な総成長効率率は約 30%（すなわち 0.3）であるので¹⁾、単位時間当たりのゾエア幼生の個体体積増加量を 0.3 で割ると、ゾエア幼生 1 個体の単位時間当たりの餌要求量が計算できる。

ゾエア幼生が引き起こす水流の速度を、行動観察実験で得られた映像から計測し、餌生物を濾過（あるいは捕獲）していると考えられる付属肢の断面積も実測した。そして、この速度と断面積を掛け合わせ、単位時間当たりに濾過することができる海水の体積を計算した。さらに、この海水の体積に、現場海域で採集した微小プランクトン（餌として食べられると思われる）のバイオマス（単位海水体積中の総生物体体積）を掛け合わせることで、ゾエア幼生が単位時間当たりに摂餌することができる微小プランクトン（餌収集能）を計算した。この餌収集能は、現場に存在するプランクトンの現存量に左右されるため、調査時ごとに値を算出した。

以上で求めたゾエア幼生 1 個体の餌要求量と餌収集能を比較した。そして、現場海域に存在する微小プランクトンの量が、ゾエア幼生に順調な成長にとって十分な量であるか否かを推定した。

(3) 梅澤 有

本項目は、気象変動に伴う対象海域の栄養塩供給メカニズム変動を解析すること、及び食物網を把握することを目指した。スナモグリのゾエア幼生期の主要な生育場と考えられる天草灘海域

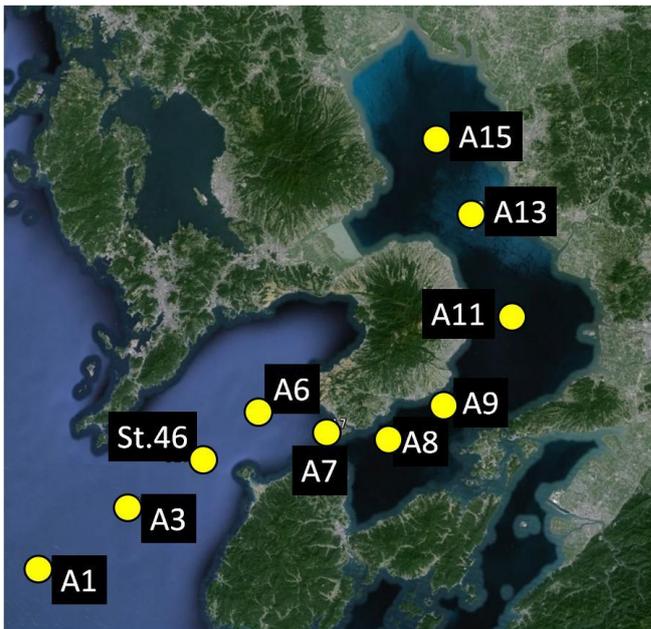
において、ゾエア幼生がデカポディッド期に達するまでの浮遊生活時期、約1カ月間の生育を支える餌資源の解析を目的とした低次食物網の把握と、食物網の一次生産者の生育を支える栄養塩の供給源と供給過程の解析を行うため、現在の状況の把握と、検討結果を踏まえた年次ごとの再調査を繰り返す形で、以下の内容の調査を実施し、最終的な結論を導き出すこととした。（なお、3年間にわたる本研究では、前年度までの調査による検討結果を踏まえて、次年度に新しい実験・調査を行っていることもあるが、環境条件をコントロールすることができる室内実験系などで、季節・年変化が関係ないものについては、本項では並列に記載した。）

1) 栄養塩供給環境の把握

a. 物理構造と栄養塩分布

長崎大学水産学部の練習船「鶴洋丸」によって、下記の日程で物理構造と栄養塩環境の解析のため、CTD観測、及び、化学成分分析用の生物試料と海水試料の採取を行った（図(3)-1）。

- 2011年： 6月21-23日、7月23-24日、8月8-11日（Sta.A1～Sta.A9）
- 2012年： 6月11-13日、7月10-12日、8月7-10日、9月8-10日（Sta.A1～Sta.A9）
- 2013年： 7月10日、8月7日（Sta.A1～Sta.A15）



図(3)-1. 海洋観測調査地点図

富岡干潟等から放出されるスナモグリの子エラ幼生の主要な生育場として、天草灘海域のSta.46を集中観測地点とした。CTD多項目センサーでは、塩分、水温、蛍光光度、溶存酸素濃度を調べ、塩分と水温からSigma-tを算出し、溶存酸素(DO)濃度からWeissの式¹⁾を用いてDO飽和濃度を求めた。各測点でCTDの巻き上げ時にRMS採水器でクロロフィル極大層を含めた6層から10層の採水を行い、表層はバケツ採水を行った。採水された水は300 μmのメッシュを用いて濾した後、分析項目ごとに処理を行った。採水後、50 mlのプラスチックシリンジと孔径0.45 μmのディスクフィルター(Cellulose Acetate ADVANTEC社製)を用い現場でろ過し、スピッツ管2本分採集した。サンプルは速やかに冷凍庫で保管し持ち帰った。栄養塩測定当日に解凍し、オートアナライザーAAC4 (BLTEC社製)で比色法によって測定した。測定項目はNO₃-N、NO₂-N、NH₄-N、PO₄-Pである。

b. 安定同位体比による硝酸起源解析

調査海域には、有明海湾奥部水や天草灘底層水や大気降水からの複数の栄養塩起源があることがこれまでの研究で示唆されている²⁾。そこで、2011年の試料については、主要な溶存無機態窒素である硝酸態窒素の窒素・酸素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N} \cdot \delta^{18}\text{O}$) を脱窒菌法によって分析し、2008年～2010年に得られているデータとの比較も含めて解析を行った。試料は、採水後、栄養塩測定用サンプルと同じ手順で濾過を行い、アイボーイ (ASONE) 50 ml に約35 ml分採集し、速やかに冷凍庫で冷凍保管し持ち帰った後、下記に述べるような方法^{3,4)}によって解析を行った。分析の1週間前に、 N_2O 還元酵素をもたない脱窒菌株 (*Pseudomonas aureofaciens*) を培養して分析に必要な量まで増殖を行い、分析前に遠心分離機で濃縮してサンプルバイアルに移した。その後、Heで約3時間パージして、培地内の N_2O を追い出すと共に、脱窒細菌が機能するように嫌気状態にした。続いて、1 ml～10 mlのニードルシリンジを用いて、バイアル内に30 nmol-Nの窒素を含む量のサンプルを注入後、常温 (25°C) で約半日培養を行った。 NO_3^- が完全に N_2O に還元された後、10MのNaOHを2 mL加えて脱窒菌の反応を止めた。生成された N_2O ガスを、濃縮精製機能を備えた質量分析計システム (Precon/ GasBench/ IRMS system: Delta plus XP, Thermo Electron Co., Germany) に導入し測定を行った。事前の栄養塩分析によって亜硝酸塩の割合が10%を超えるものは、アスコルビン酸を用いて亜硝酸を除去⁵⁾した試料を用いた測定も行った。

c. 溶存・懸濁態有機物の空間分布

アミノ酸や尿素、核酸などの溶存態有機物や、様々なプランクトンやそれらの遺骸を含む懸濁態有機物は海洋の物質循環に大きく寄与すると報告されている^{6,7)}ものの、有明海における知見はほとんどないのが実情である。そこで、本研究では、2013年の調査で、水柱の溶存・懸濁態有機物の濃度と空間分布、及び、その分解 (栄養塩再生) 速度を算出し、対象海域の一次生産を支えるポテンシャルについて明らかにすることとした。

溶存有機炭素・窒素分析用試料は、50 mlのガラスシリンジと孔径0.25 μm のガラス濾紙 (GF/F Whatman: 450°Cで3時間焼成済み) を使用し濾過を行い、サンプル管 (550°Cで3時間焼成済み) 1本に、ガスバーナーを使用し封入した。栄養塩と溶存有機物分析用のサンプルは速やかに冷凍し、分析まで冷凍庫で保管した。冷凍保存しておいた分析試料を、測定直前に超純水で満たした超音波洗浄機内で直ちに溶解させ、全有機炭素計 (TOC-V_{CSH}, 島津製作所) とそれに接続した窒素酸化物自動計測器 (ECL-880, Yanaco) を用いてDOCとTDN (Total Dissolved Nitrogen: 全溶存有機窒素) の測定を行なった。海水試料には2NのHClを試料の3.0%加えて無機炭素を除去後、680°Cで燃焼させて有機炭素・窒素を CO_2 と NO_x に変換し、前者をNDIRにて炭素量の定量に用い、後者をNOに変換後、化学発光法によって窒素量の定量に用いた。このうちTDNに関しては別に測定を行なったDIN ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2 - \text{N}$, $\text{NH}_4 - \text{N}$) の値を差し引くことでDONの値を求めた。また、溶存態有機リン (DOP) 濃度を、溶存態全リン (TDP) と栄養塩分析で得られた $\text{PO}_4\text{-P}$ との差として算出した。溶存態全リンは湿式分解法による処理後、オートアナライザーAACS4 (BLTEC社製) を用いて比色法によって測定した。

懸濁態有機炭素・窒素濃度分析用試料は、2011年・2012年は天草灘から島原湾のA1～A9において、2013年は天草灘から湾奥までのA1～A15において、表層、クロロフィル極大層、底層等において試料海水を2 L～10 Lのポリエチレン容器に採水し、ガラス繊維濾紙 (GF/F Whatman: 焼成済み) で濾過し、POM (Particulate Organic Matter: 懸濁態有機物) を採集した。採集したbulk-POM

を冷凍保存した後、真空凍結乾燥し、12 Nの塩酸40 mlを入れたビーカーとともに密封した容器（6.6L）に2~3日入れて無機炭酸を除去した後に、ダイヤフラム真空ポンプで真空に保ったデシケーター内に5~6日入れて酸を十分とばした。適量の有機物量（15-25 $\mu\text{g-N}$ ）を含むように分割したフィルター試料を錫カップ（5×9mm, Thermo社）で包み分析用の試料とした。分析は、後述の炭素・窒素安定同位体比分析の際に、炭素・窒素量のわかっているL-alanineを複数分析して得た検量線を利用して求めた。

2013年の調査では、炭素・窒素とは別に、懸濁態有機リン濃度を、懸濁態リンと懸濁態無機リンの差から見積もった。懸濁態無機リン(PIP)は1N-HClで18時間抽出したのちに試料を水酸化ナトリウムで中和した後、分光光度計を用いて測定した。懸濁態リン試料(PP)はマッフル炉(FUW242PA:ADVANTEC)を用いて450°Cで2時間燃焼させたのちに懸濁態無機リンと同様の処理を行い測定した。

d. 溶存・懸濁態有機物からの再生栄養塩量の定量

水柱の溶存・懸濁態有機物の分解（栄養塩再生）速度を算出して、一次生産を支える栄養塩供給のポテンシャルを把握するために、天草灘から湾奥部の複数地点で採取した海水を処理せずに、そのまま2本のポリカーボネート瓶に入れた試料は、懸濁態有機物と溶存態有機物の分解速度を見るための実験系に用いた。一方で、採取した海水を、GF/F（燃焼済み）で濾過後に2本のポリカーボネート瓶に入れた試料は、溶存態有機物の分解速度を見るための実験系に用いた。試料は、採水層の現場水温に合わせた条件の下、暗所で保存した。試料は共に、採水時、培養1日後、3日後、7日後、14日後、30日後に分注を行い、栄養塩および溶存有機物の分析に供した。

2) ズエア幼生の食物網の把握

「(2) 鈴木利一」で行っているズエア幼生の消化管内容物調査や捕食行動調査は、動物の餌試料を決定するうえで重要な証拠となりうるが、一時的な食性しか認識できないという欠点もある。一方で、筋肉等の体組織の炭素・窒素安定同位比($\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$)が、より長期の平均的な食性を反映することが知られており、消化管内容物の分析結果と組み合わせることで、詳細な食性解析をすることが可能となる。そこで、幼生が生育する7~9月期にズエア幼生と、その餌候補となる動物プランクトン、植物プランクトン、懸濁態有機物、沈降粒子のサンプリングを行い、それぞれの炭素・窒素安定同位体比を分析することで明らかにすることを試みた。さらに、同位体比による解析をより正確なものにするために、次に述べる3点の培養実験および解析を行った。まず、1) 食物連鎖に伴う同位体分別係数は、生物によって大きく違いがあることが想定されるため、珪藻とワムシのそれぞれを餌として与えたズエア幼生の培養実験を行うことによって濃縮係数を求め、現場の安定同位体比データ解釈に用いた。つづいて、2) ズエア幼生のアミノ酸の窒素安定同位体比解析を行い、ズエア幼生の栄養段階を求めた。また、3) 植物プランクトンの劣化・分解に伴う同位体比変動を調べるために、植物プランクトン極大層で採取した有機物の暗所分解実験を行い、炭素・窒素安定同位体比の時間変動をモニターした。

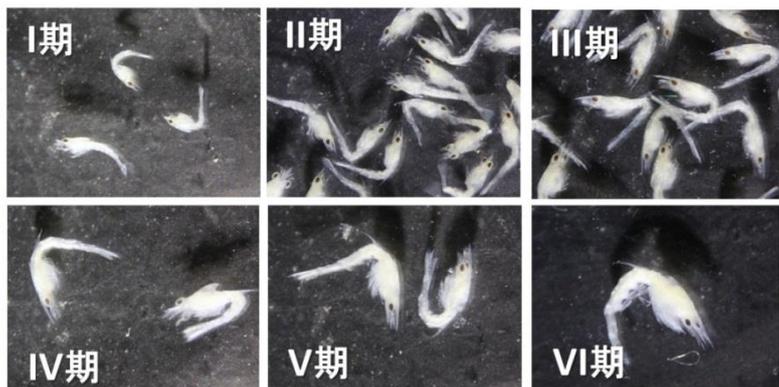
a. 餌資源解析用の生物試料の採取方法

ズエア幼生の餌資源の特定に向けた同位体比分析用試料採取のため、Sta.46（図(3)-1）におい

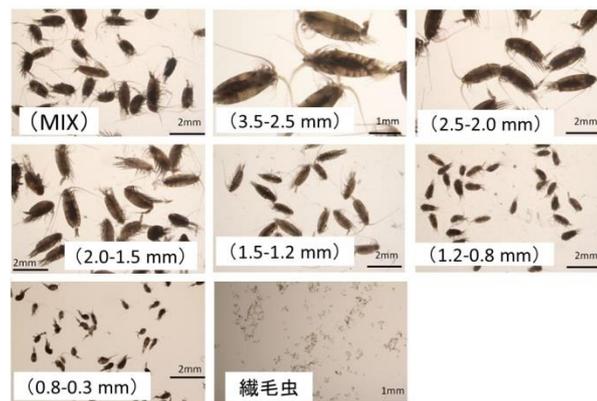
てNorPacネットの鉛直曳き、もしくは、稚魚ネット（目合い0.3 mm）を用いて、ゾエア幼生が生息する水深である40 mを目標水深としてSta. 46から北方向へ水平曳き、もしくは、多段開閉式ネット（MOCNESS）を用いて採集した。

採集されたプランクトンは、5%ホルマリンで固定して実験室に持ち帰り、実験室にて、実体顕微鏡下での選別によってゾエア幼生をI期からVI期に分類して取りだし（図(3)-2）、保管した（宗宮 麗氏）。いっぽうで、一部の試料は、船内で双眼実体顕微鏡を用いて選別を行い、ゾエア幼生のみを取り出し冷凍保存し、ホルマリン固定による安定同位体比への影響を調べることとした。5%ホルマリン固定を行って持ち帰ったゾエア幼生の餌資源の1つとして考えられる動物プランクトンについても同様に、実体顕微鏡下での選別によって体長別（混合試料、3.5-2.5 mm、2.5-2.0 mm、2.0-1.5 mm、1.5-1.2 mm、1.2-0.8 mm、0.8-0.3 mm）に分類し試料とした（図(3)-3）。

冷凍保存されたゾエア幼生は真空凍結乾燥した後、銀カップ（Silver capsules SANTIS 社）に計量し、1Nの塩酸で酸処理を行い、錫カップに包み炭素・窒素の安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$ ）を測定した。また、処理法の違いによる同位体比への影響を見るため、ホルマリン固定したサンプル、酸処理を行わないサンプル、脱脂処理を行ったサンプルと冷凍サンプルを比較し、ホルマリンの影響があると認められたため、固定試料の値から $\delta^{13}\text{C}$ は1.0‰加え、 $\delta^{15}\text{N}$ は0.5‰差し引いた。



図(3)-2 各ステージのゾエア幼生（倍率は同じ）



図(3)-3 画分別の動物プランクトン（倍率は異なる）

b. 植物プランクトン（懸濁態有機物）試料の採取方法

大型の動物プランクトンは、200 μm のフィルター上に捕捉することができるが、200 μm 以下の画分には多くの微小動物プランクトンが存在する。そこで、本研究では、クロロフィル極大層において採水した試料を用いることで、懸濁態有機物に占める植物プランクトンの量を相対的に高めることによって、安定同位体比を用いたこれまでの水圏の食物連鎖解析での慣例にも従い、ガラス繊維濾紙（GF/F Whatman）に捕捉された懸濁物を植物プランクトンの値として採用することとした。炭素・窒素安定同位体比分析用試料は、A1、Sta.46、A9の3地点において、表層、クロロフィル極大層において試料海水を5~10 Lのポリエチレン容器に採水し、ガラス繊維濾紙で濾過し、POM（Particulate Organic Matter：懸濁態有機物）を採集した。

c. 沈降有機物の採取方法

セジメントトラップ底部の容器内の海水と外部の海水との混合を防ぐために、5 g/Lの塩化ナトリウムを加えて通常海水よりも塩分を上げて高密度にした濾過海水を入れたアイボーイボトル（500 ml）を、バッフル（仕切り網）付きのセジメントトラップの下部にそれぞれ2本ずつ据え付けて、Sta. 46の水深20 mと40 mにそれぞれ12時間（干潮から干潮まで）設置した。12時間後にセジメントトラップを引き上げて設置したアイボーイボトルをセジメントトラップから外し、500 μm のふるいにかけた後に直径47 mmのガラス繊維濾紙（GF/F Whatman:焼成済み）で濾過をして、同位体分析用試料として冷凍保存した。採取した沈降有機物もbulk-POMと同様に真空凍結乾燥と酸処理を行って、炭素・窒素の安定同位体比（ $\delta^{13}\text{C} \cdot \delta^{15}\text{N}$ ）分析用の試料を作成した。

d. 飼育実験

本研究では、同位体比の分かっている餌を与え続けたゾエア幼生の飼育実験によって、体内成分の更新時間や栄養段階における炭素と窒素の濃縮係数を求め、その値を現場で得られた生物の炭素・窒素同位体比データの解釈に用いた。なお、飼育については玉置研究室の協力を得た。

7月末に、富岡干潟で産卵直前の抱卵メスを採集し、濾過海水で体についている砂を落とした後、30 Lの黒いパンライト水槽に収容した。翌朝の午前6時に幼生の放出を確認し、放出された幼生を63 μm のネットで水槽表面をすくって採集し2 Lの濾過海水に集めた。メスピペットでランダムに5 ml採集し、シャーレに移して個体数を計測することを10回繰り返して幼生密度の推定を行った。飼育水槽には5 Lの黒色のポリバケツ2個と、黒色の30 Lパンライト水槽を使用し、水槽の外をウォータバスで囲って水槽の水温を安定させた。水槽にはそれぞれ800匹の幼生を収容し、水温は部屋の室温を24°Cに保つことで室温管理をおこなった。エアレーションは幼生に影響がないが植物プランクトンは浮遊する強度で行い、水槽の上から黒い遮光シートを被せて水槽内を暗く保った。

毎朝9時にメスピペットで水槽底のゴミや死体を吸い取り、水槽内に残った前日の餌を取り出す作業を行った。飼育餌として、一方の容器には、同位体比を測定した珪藻【*Chaetoceros gracilis*】 $\delta^{13}\text{C}=-17.0\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}=-4.8\text{‰}$ を13333個体/ml（8千万個体/容器）の濃度になるように添加し、他方の容器にはs型ワムシ【*Brachionus plicatilis* sp. complex】 $\delta^{13}\text{C}=-10.6\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}=-1.0\text{‰}$ を6.6個体/ml（3万7千個体/容器）の濃度になるように調整して毎朝添加した。ゾエア幼生は4-6日の間隔でメスピペットにより5~30個体水槽から取り出し、メッシュなどを用いて水気をできるだけ取りアルミ箔を敷いたシャーレにのせ冷凍保存した。

e. ゾエア幼生のアミノ酸同位体分析

生態系内で安定同位体比による食性解析を行う場合、想定される餌試料も網羅的に解析する必要があることに加え、食物連鎖の底辺に位置する一次生産者の安定同位体比の時空間的変動が、対象とするゾエア幼生の栄養段階の理解に多くの不確定要素をもたらすことが問題となる。そこで、本研究では、従来から行っているバルクの炭素・窒素安定同位体比分析に加え、アミノ酸の窒素安定同位体分析も取り入れて解析を行うこととした。生体に含まれるアミノ酸の $\delta^{15}\text{N}$ 値は、大きく2つに分けることができる。一つは、グルタミン酸のように、食物連鎖に伴って $\delta^{15}\text{N}$ が8.0‰程度、上昇するアミノ酸が存在する。もう一つは、フェニルアラニンのように、栄養段階が上昇しても $\delta^{15}\text{N}$ がほとんど変化しないアミノ酸が存在する。そのため、これら2つのアミノ酸の性質を利

用し、対象生物のアミノ酸の $\delta^{15}\text{N}$ 値を経験式にあてはめることで、一次生産者の $\delta^{15}\text{N}$ の変動に左右されずに、正確な栄養段階推定ができることが、この分析の長所となっている。アミノ酸の $\delta^{15}\text{N}$ は、粉末試料に塩酸を加え、タンパク質からアミノ酸へ加水分解を行った。次に、エステル化とピバロイル化の2段階の誘導體化を行った後、精製したアミノ酸試料を回収した。最終的に、濃度を調整した試料を、京大大学生態学研究センターのガスクロマトグラフィ質量分析計（GC-IRMS）にて分析した。

f. 培養分解実験

ゾエア幼生は大潮の夜間下げ潮時に放出され、水深20~60mの付近で鉛直移動を行っており、初期段階（Ⅰ~Ⅲ期）においては餌を求めて上層に移動し、満腹になると下降するという鉛直移動を繰り返すが、デカポディッドに近づくにつれて負の走光性を持つことが知られている⁸⁾。そのため、降雨や、陸水など淡水の表層への流入に伴って栄養塩が表層に供給され、植物プランクトンの濃集層が表層付近に形成される時期には、ゾエア幼生の餌は、増殖中のフレッシュな植物プランクトンとは限らず、バクテリアによる捕食を受けながら沈降していく植物プランクトンの遺骸も有力な餌資源になりうると思われる。そこで、植物プランクトンの濃集層（クロロフィル極大層）で、ポンプによって大量に汲み上げた海水から、20-200 mmの画分の懸濁物をナイロンフィルターによる濾過によって集め、暗所にて5-7日間の培養を行った。

（4）武田重信

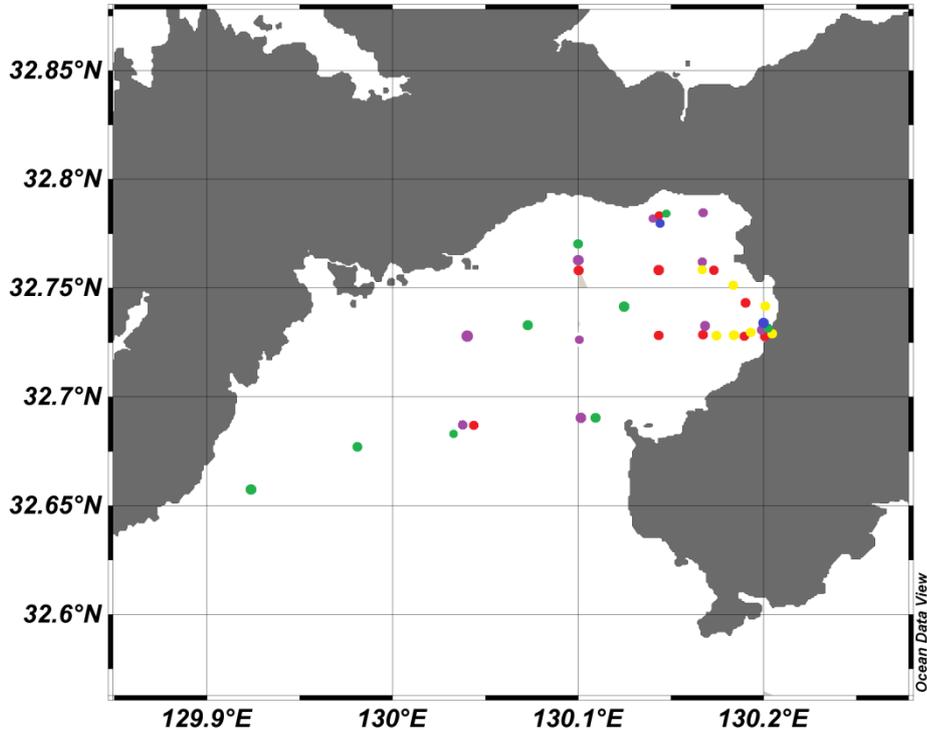
橘湾の湾奥部は、湾入した海岸地形により渦流が発生し、スナモグリ幼生が滞留し易い場所である。しかし、水深が30~40mで、海底が後期齢幼生の平均生息水深より浅いうえに、雲仙普賢岳に由来する温泉水と還元性化学物質が地下から湧出する場所でもある。また、夏季に底層水が貧酸素化する傾向にあることも指摘されている。これらの物理・化学的要因が幼生にとって致命的に作用すると“スナモグリ幼生の墓場仮説”の検証に向けて、(1) 温泉水や海底湧水の拡散状況と橘湾奥部の生物・化学的な場を把握すること、(2) 海洋環境や植物プランクトン活性とスナモグリ幼生の分布との対応を把握すること、(3) ベントス幼生の分布様態と海底湧水の分布、底層付近の海洋環境、栄養塩分布、植物プランクトン活性を総合的な解析結果に基づき検証することを目的とした。

1) 平成23年度

海底湧水（噴気）の位置について音響探査を行うとともに、温泉水や海底湧水には各種微量元素、栄養塩が高濃度で含まれることから、橘湾の北東湾奥部を中心に還元性化学物質、微量元素、栄養塩濃度の分布を調査した。また、それらの物質がベントス幼生の餌となる植物プランクトンに及ぼす影響について、光合成活性の変動状況から検討を試みた。そのため、長崎大学練習船鶴洋丸の5~10月の5回の調査航海において、橘湾の北東湾奥部を中心とする海域を対象に、CTDロゼット採水を行い還元性化学物質である海水中の二価鉄イオン濃度、栄養塩濃度、クロロフィル濃度を測定するとともに、表層堆積物をスミス・マッキンタイヤー採泥器により採取して微量元素含量を調べた（図(4)-1）。また、CTDロゼット採水システムには、現場用硝酸塩センサー（ISUS V3）と、植物プランクトン光合成活性を測定するための水中クロロフィル可変蛍光光度計（In situ FIRE）を搭載し（図(4)-2）、マッピング観測を行った。さらに、海底湧水（噴気）の詳細な位置

を把握するため、音響探査と表層水の水温と塩分の連続モニタリングを実施した。

海水中の二価鉄イオンの測定には、ルミノール化学発光法を用いた。海水試料はX型ニスキン採水器の取水口に孔径 $0.2\mu\text{m}$ のカートリッジフィルター(AcroPak)を直接取り付けて重力ろ過した後、船上にて1分以内に測定した。なお本測定については、東京大学大気海洋研究所の小畑元准教授の協力を得た。



図(4)-1 橘湾における観測点(2011年)
 ● : 5月、● : 6月、● : 7月、
 ● : 8月、● : 10月



図(4)-2 CTDシステムに搭載した硝酸塩センサー(左)と水中クロロフィル可変蛍光光度計(中央)、水中ビデオカメラ(右)

栄養塩測定用の海水試料は、船上で凍結保存して実験室に持ち帰り、解凍後、オートアナライザー(AACS-IV)を用いて硝酸塩、亜硝酸塩、アンモニウム塩、リン酸塩、溶存ケイ酸を測定した。

クロロフィル a 濃度は、海水中の植物プランクトンを孔径 $20\mu\text{m}$ および $2\mu\text{m}$ のヌクレポアフィルターと孔径 $0.7\mu\text{m}$ のワットマンGF/Fフィルター上に吸引ろ過捕集し、 n, n -ジメチルホルムアミド溶液に抽出された色素量についてターナー蛍光光度計(10-005R)を用いて酸添加蛍光法により測定した。

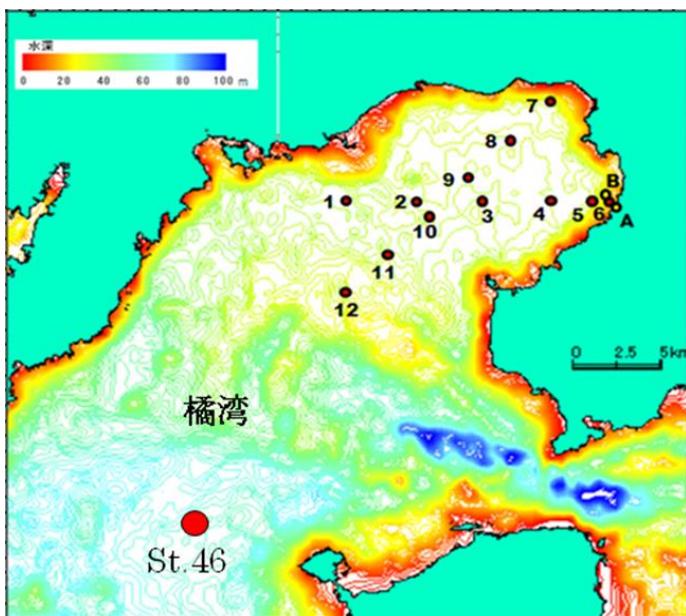
海底堆積物試料は、 -20°C で凍結保存して研究室に持ち帰り、冷蔵庫内にて1晩放置して解凍したのち、遠心分離(3000 rpm、20分)により間隙水を上澄み液として取り除き、残った堆積物を

105℃で一晩乾燥した後、メノウ乳鉢を用いて粉碎してデシケーター内に保存した。調製した堆積物試料は、ポリプロピレンフィルム（5 μ m厚）を底面に装着した粉体用プラスチック容器（7 ml 容量）に入れて元素分析に供した。元素分析にはエネルギー分散型蛍光X線分析装置（島津製作所、EDX-800HS、Rhターゲット）を用いた。X線照射のコリメータは直径10 mmとし、真空条件下にてNa～Scは加速電圧15 kV；取り込みエネルギー範囲0～20 keV で、Ti～Uは50 kV；0～40 keVで各元素の蛍光X線強度を積分時間100秒でカウントした。得られたデータに基づき、Na～Uの各元素の重量%をファンダメンタルパラメータ法により定性定量した。

音響探査には、鶴洋丸に搭載されている計量魚群探知機（フルノ、FQ-80）を周波数38 kHz にて使用した。また、船底（2.5m）からポンプでくみ上げた表層水の水温、塩分を表層環境モニタリングシステム（日本海洋、STNF-2）により連続測定した。さらに、噴気が確認された地点においては、海底付近の状況について水中ビデオカメラ（図(4)-2）を用いて観察記録した。

2) 平成24年度

長崎大学練習船鶴洋丸の6～9月の4回の調査航海において、橘湾の北東部中心とする海域に12カ所の観測点を設けて海洋観測を行った（図(4)-3）。橘湾の中央西寄りから小浜温泉沖にかけての測点1～6の観測線を東西ライン、湾奥の唐比沖から湾中央部にかけての測点7～12の観測線を南北ラインと呼ぶこととする。一般に、干潟でのスナモグリの産卵・孵化は大潮時に行われ、その幼生は小潮を中心に橘湾に輸送されてくると予想されることから、潮汐周期を勘案して、観測は小潮時（6、7、9月）あるいは中潮時（8月）に実施した。



図(4)-3. 橘湾における観測点(2012年)



図(4)-4. 4連式丸特ネット

硝酸塩センサーと水中クロロフィル可変蛍光光度計を搭載したCTDーロゼット採水により水温、塩分、クロロフィル蛍光、溶存酸素、硝酸塩濃度、光合成活性の潜在能力の指標であるFv/Fm値等の鉛直分布データを取得するとともに、鉛直的に6～7層から海水試料を採取した。また、目合い約300 μ mのGG54の網地を使用し、濾水計を取り付けた口径45cm 4連の丸特プランクトンネット（図(4)-4）で海底上約1mから海面までの鉛直曳きにより、浮遊性ベントス幼生を採取し、最終濃度が約5%になるように

ホルマリンを添加し、冷暗所で保存して、研究室に持ち帰った。栄養塩、クロロフィルの濃度は、前年度と同様の方法で測定した。浮遊性ベントス幼生については、実体顕微鏡下でスナモグリ幼生をゾエアのI期からVI期に分けて計数した。

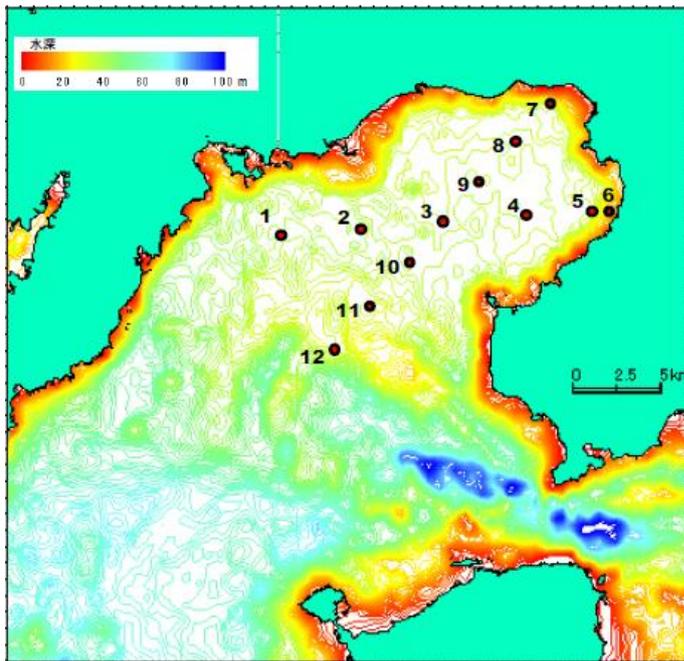
3) 平成25年度

長崎大学練習船鶴洋丸の5月7～9日（大潮）、6月27～29日（中潮）、7月10～12日（中潮）、8月7～9日（大潮）、9月4～6日（大潮）の5回の調査航海において、橘湾の北東部中心とする海域の前年度よりやや南および西方向に範囲を広げて設けた東西、南北の観測線上の計12カ所の観測点で海洋観測を行った（図(4)-5）。

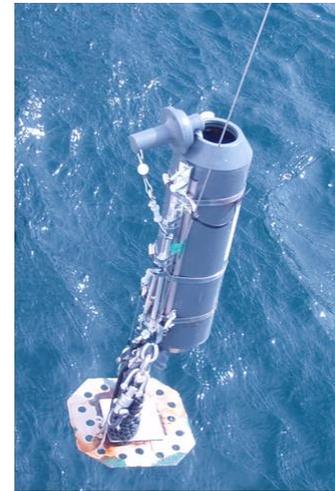
CTD-ロゼット採水システムにより前年度と同様の計測・サンプリングを行うとともに、実用新案登録を行った底部採水器（図(4)-6）とバケツを用いて、海底上約20～60 cmの底層水と表面水をそれぞれ採取した。さらに、ポータブルCTDセンサー（JFEアドバンテック、AAQ）を舷側から着底するまで降ろして、水温、塩分、溶存酸素、クロロフィル蛍光、水中光量の海底直上までの詳細な鉛直分布を測定した。海水中の栄養塩とクロロフィル濃度は、前年度と同様の方法で測定した。溶存酸素濃度は、ウインクラ法により、自動滴定装置（平間理化）を用いて測定した。

浮遊性ベントス幼生は、4連の丸特プランクトンネットを用い、海底直上から海底上10 mまでと、海底上10 mから海面までに分けて2回の鉛直曳きを行って層別に採取し、前年度と同様に計数した。

スナモグリ浮遊幼生の貧酸素環境への耐性については、研究室内で成体から産卵・ふ化して得たものを実験に用いた。成体は2013年9月の大潮時に富岡湾干潟で採集された10個体を使用した。実験室に持ち帰った成体はろ過海水を入れた25-Lタンクに入れ、約1日後に海水中に放出された浮遊幼生を幼生飼育用の25-Lのタンクに移した。浮遊幼生は、塩分32.4のろ過海水中で水温21℃、暗所にて飼育を行い、毎日、海水を交換するとともに、濃縮珪藻(5億細胞/ml)を4mlずつ餌料として与えた。実験にはゾエアI期とII期のものを用いた。貧酸素耐性試験用の海水は、25-Lのポリカーボネート製タンクに満たしたろ過海水にエアストーンを用いて窒素ガスを通気することによって、溶存酸素濃度を調節した。ろ過海水の溶存酸素濃度は、ハンディ式溶存酸素メーター(SG9、メトラートレド社)で常時モニタリングを行い、後述の酸素濃度に達した段階で、Tygonチューブを用いて各酸素濃度につき3本の1-L PET樹脂製飼育瓶にそれぞれ満水まで分注した。その後、20個体(ゾエアI期)あるいは10個体(ゾエアII期)の幼生を駒込ピペットでボトル内に入れ、空気が入らないように完全に密閉し、21℃の暗条件下に飼育瓶を静置して経過を定期的に観察した。幼生の生残は目視で確認し、体色、遊泳行動の有無などを指標にして判断した。実験は以下の溶存酸素濃度に設定して行った、系列1: 0.2ml/L、系列2: 0.5ml/L、系列3: 1.5ml/L、系列4(対照区): 5ml/L。系列4は橘湾の表層10mで観測された溶存酸素濃度に相当する。系列3は2013年の橘湾の観測において観測された最も低い溶存酸素濃度である。系列1、2は、浮遊幼生の低酸素環境の耐性を調べるために設定した。本実験に先立ちスナモグリ浮遊幼生の溶存酸素耐性をおおまかに把握するためゾエア幼生I期を用いて予備実験を行った。その結果、溶存酸素濃度5.0、2.1、1.0、0.2ml/Lの条件下で6時間後にそれぞれ100、100、76、0%の生残率が得られたことから、本実験の暴露時間を6時間に決定した。各実験系列の生残率の違いは、ANOVA(分散分析)により評価した。複数の系列間の比較については、溶存酸素濃度別の影響の違いを評価するためにTukeyのHSD(多重比較)を使用して行なった。



図(4)-5. 橘湾における観測点(2013年)

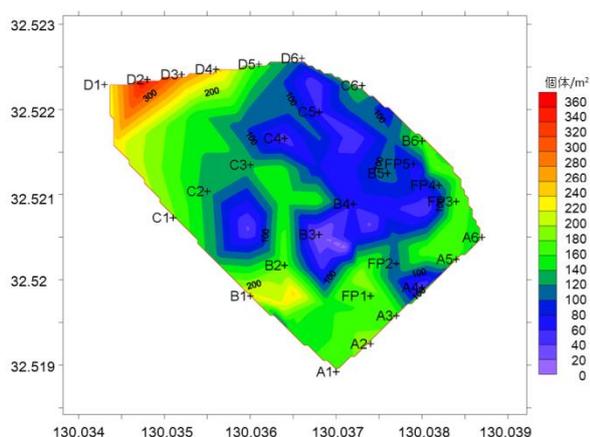


図(4)-6. 底部採水器

(5) 和田 実

スナモグリの高密度個体群は干潟底質の好気性細菌を増やすことで、有機物の分解無機化を促進し、浄化機能を強化している可能性がある。その把握に向けて、以下の項目を実施した。

【堆積物試料の採集】富岡干潟におけるスナモグリの生息分布密度は一様ではなく、低密度帯(50個体/m²未満)、中密度帯(50個体/m²以上, 100個体/m²未満)、および高密度帯(100個体/m²以上)に分けられる(図(5)-1: A, B, C, D)。干潟の南東側から北西側にかけて各密度帯を通るように岸から沖に向かう4本の測線を設け、2011年と2012年はこのうちの2本(測線B1-6およびC1-6)を用いた。2011年は7月から12月の大潮時に各月1回、2012年は5月、8月、10月に合計4回、測線の各地点でそれぞれ、巣穴を含む堆積物、巣穴を含まない堆積物、およびアカエイが干潟のスナモグりを索餌、捕食した後に形成されるマウンド(摂餌痕)から堆積物を採集した。2011年は鍬を用いて巣穴を含む堆積物を掘り起こし、深さ10cmまでの巣穴壁面を露出させた後、先端を切り落とした1mL注射筒を巣穴壁面に垂直に押し当てて、0.1mL分の堆積物を採取した。同様の操作を1つの巣穴壁で5回繰り返し、各密度帯で巣穴壁を含む堆積物試料を10カ所分(合計5mL)採取したものをプールして1サンプルとした。露出させた巣穴壁面から2cm以上離れた地点の試料も10カ所分とり、それぞれをまとめて合計5mLを1サンプルとした。2012年は内径2.5cm、長さ15cmの亚克力製パイプを用いて、1つの密度帯あたり巣穴部、非巣穴部をそれぞれ5本ずつ採集するとともに、アカエイの摂餌痕からも同様に堆積物を採集した。得られた堆積物コア表面から深さ5cmまでの堆積物を1cmずつ切り出した。2013年は4本すべての測線を用いて、岸側から沖にかけて各側線の6地点で25cm × 25cm × 1.5cmのステンレス製方形枠を干潟表層下1cmの深さまで差し込み、堆積物を採取した。この作業を1地点で4回分、体積換算で2,500cm³分の堆積物を採集した。各サンプルは採取後に氷冷し、遮光した状態で約3時間以内に実験室に搬入した。実験室に到着後、直ちに各分析項目に応じて小分けし、保存もしくは分析に供した。



図(5)-1. 富岡湾干潟の北西区画（図(1)-10とほぼ同じ区画）におけるスナモグリの分布および本研究で使用した測線（A1-6, B1-6, C1-6, D1-6）

【全有機炭素量測定】

マイナス20℃に保存した約1mLの堆積物サンプルを、凍結乾燥機(DRV320DA, ADVANTEC)にて3日間乾燥させた。各試料を凍結乾燥後、メッシュサイズ300 μ mの篩を通して、乳鉢と乳棒を用いて粉末状にしたものを銀カップ内(SA76981105 SANTIS)に入れ、精密に秤量した。堆積物中の無機炭酸塩を除去するため、塩酸(1 mol / L)を堆積物に滴下した後、ドラフト内で60℃に保ったホットプレート上で45分乾燥した。乾燥後、再び塩酸を加えて泡が出なくなるまで同様の操作を続けた。その後、試料の入った銀カップをピンセットで丸く固め、外側をスズ箔(SA76981101 SANTIS)で包んだ。これらの試料を有機微量元素分析装置(2400 II, Perkin Elmer)で分析した。

【全細菌数計数】

15mL遠沈管に4℃で保存していた10mL分のサンプルに、0.001%のTween20を10 μ L入れ、数回転倒攪拌した後、微量超音波ホモジナイザー(Q125, QSONICA)を用いて超音波処理を行った(Amplitude 80%、処理時間40秒、Pulse on 4秒、Pulse off 1秒)。その後、直ちに懸濁した試料50 μ Lを1.5mLマイクロチューブに移し入れ、孔径0.22 μ mフィルターでろ過滅菌した海水450 μ Lを加えて10倍希釈した。この試料に対して4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) 溶液(50 μ g/mL)を最終濃度5 μ g/mLとなるように加えて、室温、暗条件で30分間静置した。マイクロチューブ中の染色試料200 μ Lを0.2 μ m孔径ブラックポリカーボネートフィルター(K020N047A, ADVANTEC)で濾過し、フィルター上に捕集された細菌細胞を、蛍光顕微鏡(OLYMPUS, BX-51)を用いてUV照射下で検鏡し、明瞭に青い蛍光を放つ細胞のみを計数した。

【堆積物試料からの微生物ゲノムDNA抽出】

マイナス20度もしくはマイナス30度で凍結保存した各堆積物試料約1g(湿重量)から、土壤微生物のゲノムDNA抽出キット(i-SOIL, Nippon Gene)を用いて、微生物のゲノムDNAを抽出した。

【ribosomal Intergenic Spacer (rITS)断片長多型解析: Automated Ribosomal Intergenic Spacer Analysis = ARISA】

5'末端に蛍光色素の6-FAMを付加したプライマー、ITSF(5'-GTCGTAACAAGGTAGCCGTA-3')と蛍光色素を付加していないITSR-eub(5'-GCCAAGGCATCCACC-3')を用い、マイナス20℃で保存し

た各ゲノムDNAサンプルを鋳型として真正細菌（以下、細菌と記す）群集の16S-23SrITS領域（rITSフラグメント）をPCR増幅した¹⁾。PCRプログラムは、94℃/2分の後、94℃/1分、55℃/1分、72℃/2分を30サイクル後、72℃/1分とした。得られたPCR産物をQIAquick PCR Purification Kit(250) (QIAGEN)で精製後、Qubit® Fluorometer (Invitrogen)で濃度測定し、すべてのサンプルを10 ng/ μ Lに調整した。その後、PCR産物をサイズマーカー(GeneScan™-1200 LIZ® Size Standard, ABI)と混合し、キャピラリー電気泳動装置(ABI3130x1,あるいはABI3730(いずれもABI))を用いて電気泳動した。各試料中のrITSフラグメントの電気泳動データをPeak Scanner(ABI)で読み込み、各rITSフラグメントのサイズ(bp)と相対的な蛍光強度を求めた後、以下の基準に基づいて有意なITSフラグメントの選抜を行った¹⁾。〈基準①〉サイズが84bp以上のフラグメントを選出する。〈基準②〉同程度の大きさを持つ複数のフラグメントを統合する(Binning = ビニング)。〈基準③〉ビニング後に全ピークの蛍光強度の総和に対する各ピークの蛍光強度の比を算出し、各サンプルのITSフラグメントについて、存在割合(%)を求め、蛍光強度が全体の0.1%以上のフラグメントを選出する。〈基準④〉1つの試料から2回のARISA解析を行い、両方に出現するフラグメントを選抜する。

次に、各サンプル間で出現したrITSフラグメントの相対的なシグナル強度の行列に基づいてBray-Curtis非類似度を求め、群平均法により距離行列を作製しクラスター解析を行った。クラスター解析には統計ソフトPRIMERv6²⁾を用い、多次元尺度法とANOSIM解析(analysis of similarity)により群集間の類似度の検定を行うとともに、SIMPER解析(類似度百分率解析)により、各群集間の類似度の差異に大きく寄与したrITSフラグメントを抽出した。群集間の多様性指数として、種の豊かさを表すITSフラグメント数(OTU)、およびShannon-Weiner指数(H')を求めた。

【環境データ】

群集構造と環境要因との関連性を調べるために、2011年のARISAデータ(rITSフラグメント解析結果)と水温、塩分、風速のデータとの関連を調べた。水温と塩分については、2010年度の7月から12月における富岡湾干潟の水温と塩分のデータを用いた。各月で平均値を算出し、月別の変動を解析した。風速は気象庁HP(<http://www.data.jma.go.jp/obd/stats/etrn/index.php>)で公開されている気象統計のうち、富岡湾干潟にもっとも近接した地点として天草市の本渡における2011年7月から12月における値を用い、各月の平均および最大値を算出して相関解析に供した。

【真正細菌の16SrRNA配列決定(クローニング)】

2012年の7月、8月及び12月分の堆積物DNAサンプルを鋳型とし、341F(5'-CCTACGGGAGGCAGCAG-3')と907R(5'-CCG TCAATTCCTTTRAGTTT-3')のプライマーを使用して真正細菌の16SrRNA遺伝子を増幅した。サーマルサイクラー(DNA engine PTC-200, BioRad)の温度プログラムは94℃/2分の後、94℃/30秒、55℃/30秒、72℃/1.75分を30サイクル、72℃/1分とした。得られたPCR産物をQubit® Fluorometer (Invitrogen)で定量後、TA PCR Cloning Kit (DynaExpress, BioDynamics Laboratory Inc)のpTAC1 vectorに組み込み、大腸菌DH5 α (Jet competent cell, Bio Dynamics Laboratory)を用いて形質転換した後、各試料から最大49クローンのプラスミドを抽出した。得られたプラスミドを日立ソリューションズ(株)に送付し、配列決定を委託するとともに、一部のプラスミドサンプルについてはBig Dye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (ABI)と、M13Fプライマー

またはM13RVプライマーを用いて、dideoxy反応後にDNAシーケンサー（3130XL, ABI）で塩基配列を決定した。得られた塩基配列に基づいて、NCBIのBLASTツールにより、近縁な種およびクローンを検索した。

【決定された16SrRNA配列の解析】

得られた真正細菌16SrRNA配列の相同性解析、および既存の細菌近縁種とのマッチング、レアフュージョン解析、便宜的分類単位としての種（Operational Taxonomic Unit=OTU）に基づいた種数の定量、および多様度解析などは、遺伝子解析ソフトMothur v1.31を用いて行った。

【真正細菌由来アンモニア酸化酵素遺伝子（amoA）のクローニング】

マイナス20度保存した各試料由来のゲノムDNAを鋳型とし、真正細菌のアンモニア酸化細菌が有するアンモニア酸化酵素（アンモニアモノオキシゲナーゼ遺伝子）遺伝子（amoA）をクローン化するために、フォワードプライマーamoA1F（5'-GGGGTTTCTACTGGTGG-3'）とリバースプライマーamoA1R（5'-CCTCKGSAAAGCCTTCTTC-3'）でPCR増幅した。得られたPCR産物を上記のTAクローニングkitでクローン化し、プラスミドを抽出した。その後、Big Dye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit（ABI）と、M13FプライマーまたはM13RVプライマーを用いてdideoxy反応を行い、DNAシーケンサー（3130X, ABI）でamoA遺伝子配列を決定した。得られた塩基配列に基づいて、NCBIのBLASTツールにより、近縁な種およびクローンを検索した。

【amoA遺伝子の定量PCR】

2012年4月に採取した高密度帯の巣穴部（堆積物表面から1cm）由来のamoA遺伝子クローン（プラスミドサンプル）を標準遺伝子として、M13M4プライマーとM13RVプライマーを用いてPCR増幅を行い、以下の式に従ってコピー数を求めた。コピー数（コピー/ng（DNA））=（ 6.0×10^{23} ）/（ $330 \times 2 \times 490 \times 106$ ）。ここで 6.0×10^{23} はamoA遺伝子の分子量をコピー数に変換するためアボガドロ数、330はヌクレオチドの平均分子量で、2を乗じることによって2本鎖DNA1bpあたりの分子量を示した。490はamoA AOB遺伝子の長さ（490bp）で、 10^6 はgをngに変換するための数値である。

amoAの増幅に用いたプライマー、amoA1FとamoA1Rを使用して、他の堆積物試料由来のゲノムDNAを鋳型とし、FastStart Essential DNA Green Master（Roche）によるamoA遺伝子の定量解析を行った。サーマルサイクラーは（LightCycler Nano SW 1.0, Roche）を使用した。PCRプログラムは、95°C/10分の後、94°C/45秒、57°C/30秒、72°C/60秒を45サイクル行った。増幅反応の後に、融解温度曲線解析も行い、非特異的な増幅産物の有無をチェックした。

【*in vivo* ETSA手法による干潟堆積物中の微生物群集呼吸活性の推定】

微生物群集の呼吸活性を定量的に測定する手法として、テトラゾリウム化合物の一種である2-(p-iodophenyl)-3-(p-nitrophenyl)-5-phenyl tetrazolium chloride（INT）の還元活性を使用した*in vivo* ETSA手法を採用した¹⁾。この手法は微生物（細菌および原生生物）の細胞膜上に存在する電子伝達系（脱水素酵素活性）の作用により、元来、無色水溶性のINTが還元されるとINT-ホルマザン（INTF）となり、水に不溶性の赤色沈殿物として細胞膜に沈着する性質を利用するものである。一方で、INTは硫化物イオンなどの強い還元性物質の作用によってもINTFになる。このため、

微生物の呼吸によるINTの還元を生物学的酸素消費(BOC)、嫌気性細菌(硫酸還元細菌)の作用によって生じる硫化物などの反応性の高い還元性物質によるINTの還元を化学的酸素消費(COC)と定義することができる。実験操作上は、以下に記すように試料の反応液中にホルマリンを加えて生物活動を停止させた試験区を設けることで、COCを見積もり、ホルマリンを加えない試験区により求められる全酸素消費活性(WOC)との差をBOCとして見積もる。これまでの知見により、堆積物試料によるCOCは、試料中の硫化物を主体とする還元性物質に由来することが示されている(和田ら、未発表)。具体的な分析に際しては、1サンプルについて堆積物試料1mLと人工海水(塩分32)8mLを15mL遠沈管に入れたものを7本用意し、そのうち3本はWOC測定系として、さらにミリQ水1mLと0.1%INT溶液を最終濃度0.01%となるように入れた。残りのうち3本はCOC測定用として、ホルマリンと0.1%INT溶液をそれぞれ最終濃度が3.7%、0.01%となるように入れた。最後の1本はブランクとして、MilliQ水のみを2mL加えた。これらを密栓後、横にして暗所で23度、24時間、200回転/minの速さで振とう培養した。24時間後にすべてのサンプルを4℃に保存し、堆積物以外の海水をすべて孔径0.2 μ mメンブレンフィルター(CO20A025A, ADVANTEC)で濾過した。フィルターおよび残りの堆積物サンプルはINTFの抽出・定量までの間、それぞれマイナス40℃で保存した。海水を濾過したメンブレンフィルターからINTFを抽出するために、フィルターを3mLのイソプロパノールに浸漬し、超音波水槽(POWER SONIC 603, HWASHIN TECHNOLOGY)で20分間処理(水温50℃、SONIC VOL ; H3)を行った。堆積物試料には1mLのメタノールを加え、微量超音波ホモジナイザー(QSONICA)を用いてAmplitude 80%、処理時間40秒、Pulse on 4秒、Pulse off 1秒の条件下で、INTホルマザンを抽出した。超音波処理後、低速遠心機(LMC 3000, BIOSAN)を用いて、試料を遠心分離(1500rpm, 10分, 室温)して堆積物を沈降させた。その後、上清に含まれるINTホルマザン抽出液を全てエッペンチューブに回収した。残った堆積物に1mLのメタノールを再度加え、上記の処理をさらに2回繰り返し替えた。合計3回の抽出処理によりINTホルマザン抽出液を3mL得た。堆積物サンプル、海水サンプルそれぞれ3mLのINTホルマザン抽出液について波長485nmの吸光度を分光光度計(U-2800, HITACHI)で定量した。各試料から得られた吸光度をもとに1molのINTFが1/2 molの溶存酸素の還元等量とみなして、酸素消費量を算出した。

【クロロフィルa量測定】

堆積物を少量(約0.5mL)入れた滅菌平底チューブにジメチルホルムアミド(DMF)を5mL入れ、マイナス40℃で保存した。保存してから1カ月以内に測定を行った。Chla量測定前に蛍光光度計(10-005R FLUOROMETER, TURNER DESIGNS.)でDMFのブランク値を測定した。

【等値線図の作成】

2013年に富岡干潟の4本の測線上で得られた全細菌数、クロロフィル量および微生物群集呼吸量(WOC, COCおよびBOC)の値をSurfer 9 (Golden Software)を用いて等値線図を作図した。

【スナモグリの飼育実験と堆積物粒子上の細菌数計数】

あらかじめ凍結・融解処理した2013年の富岡干潟堆積物と人工海水(塩分32)を入れたアクリル水槽(高さ40cm×幅20cm×厚さ1cm)にスナモグリ成体を1尾収容し、水温22℃・暗所・無給餌で1週間飼育した。スナモグリを収容しない水槽(対照区)も含めて、同様の飼育を3回行った。飼育

後に水槽を解体して巣穴壁を含む堆積物と、巣穴壁から水平方向に10cm以上離れた堆積物（非巣穴）とを表層から5cmずつ採取した。堆積物1粒あたりの付着細菌数を求めるため、少量（約0.1g）の各堆積物試料（0-5cm層）をDAPI染色後に蛍光顕微鏡下で観察し、細菌細胞の付着が確認できた堆積物粒子を10粒ずつ撮影し、細菌を計数した。

【統計解析】

各測定値の統計解析は統計解析ソフト XLSTAT-Pro2012（マインドウェア総研）を用いて行った。一部の測定値については常用対数変換によって正規性を確かめた後、Pearsonの相関分析、Studentのt検定、一元配置分散分析などを行った。一元配置分散分析の後にはポストホック検定として、TukeyのHSD検定を行った。正規性が認められない場合にはMann-WhitneyのU検定を行った。

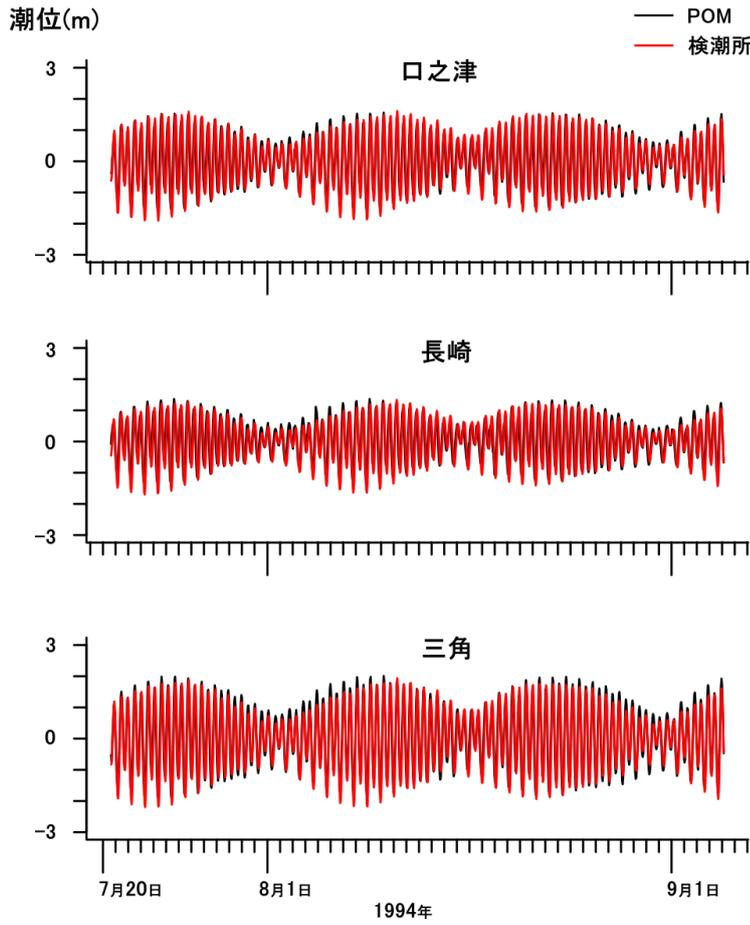
4. 結果及び考察

（1）玉置昭夫

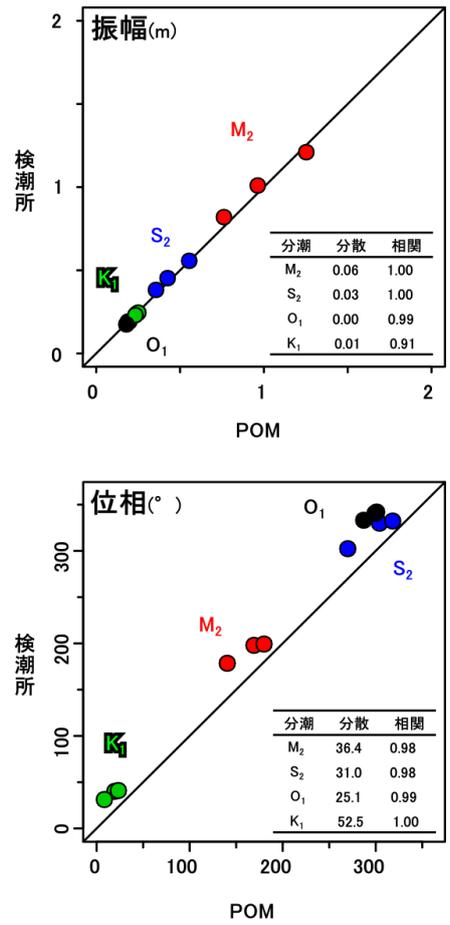
1) スナモグリ幼生輸送の数値実験

【POMの精度確認】 計算領域内の各検潮所の潮位とPOMで計算された潮位との対応を確認したところ、おおむね一致していた(図(1)-1)。観測潮位と計算潮位それぞれについて調和分解を行い、振幅と位相の対応を検討した(図(1)-2)。振幅については、主要4分潮のうち最も大きな振幅をもつM₂分潮では、分散は0.06 m、相関係数は1.0であった。M₂分潮に次いで大きな振幅をもつS₂分潮では、分散は0.03 m、相関係数は1.0であった。位相については、M₂分潮では両潮位間の分散は36.4°、相関係数は0.98であった。S₂分潮では、分散は31.0°、相関係数は0.98であった。位相については、高い相関がみられたが、分散は大きかった。しかし、振幅については、分散が小さく相関も高く、潮位も観測潮位とおおむね一致していたことから、実海域の流動をよく再現できたと判断された。

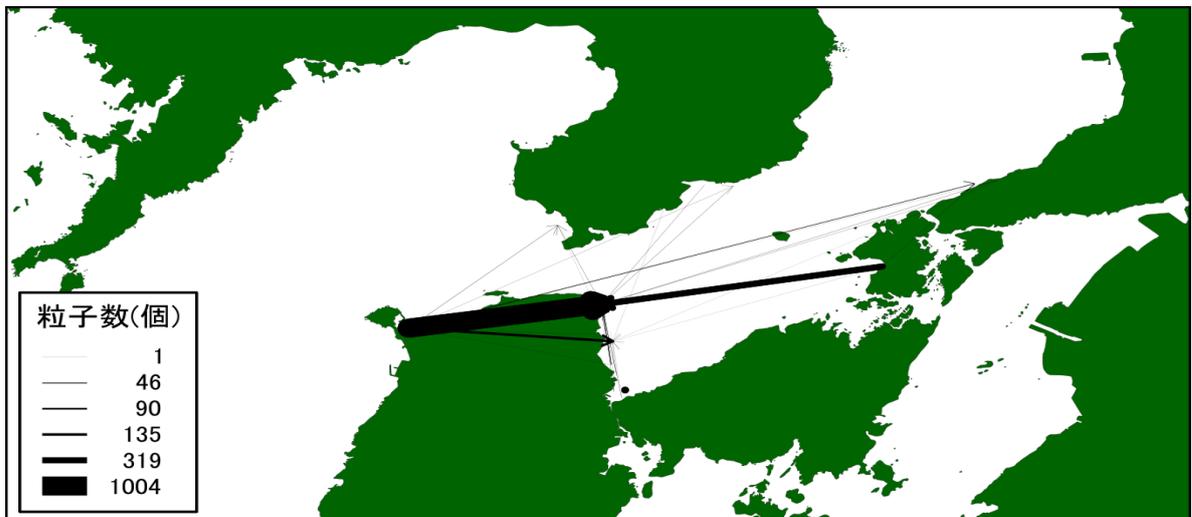
【粒子追跡】 局所個体群間の粒子の輸送は、富岡を出発し鬼池に到着した粒子が1004個で最も多く、次いで大矢野を出発し鬼池に到着した粒子が319個であった(図(1)-3, 表(1)-1)。鬼池には12カ所の干潟から粒子が到着しており、本海域最大の受給地であった。ここに粒子が集中したのは、鬼池が早崎瀬戸を通る潮流の強い流れを受ける場所であり、さらに瀬戸の地形が粒子を収集しやすい形であったためと考えられた。この他に、粒子の輸送が多くみられた干潟は、富岡→天草下島東岸(135個)、富岡自己回帰(48個)、茂木根→本渡(47個)、富岡→三角北岸(30個)、広瀬川→本渡(29個)、佐伊津→鬼池(24個)であった。このように粒子輸送は熊本県側に偏っていたことから、幼生による局所個体群間のネットワークも主に熊本県側の個体群によって構成されていることが示された。また、スナモグリのメタ個体群を保全するためには、富岡・鬼池を含む天草下島の東海岸・大矢野島の干潟が重点的な対象となることが示唆された。



図(1)-1. POM で計算された潮位 (黒線) と検潮所で観測された潮位 (赤線)



図(1)-2. POM の計算潮位と検潮所観測潮位の調和分解を行って得られた振幅と位相との対応関係



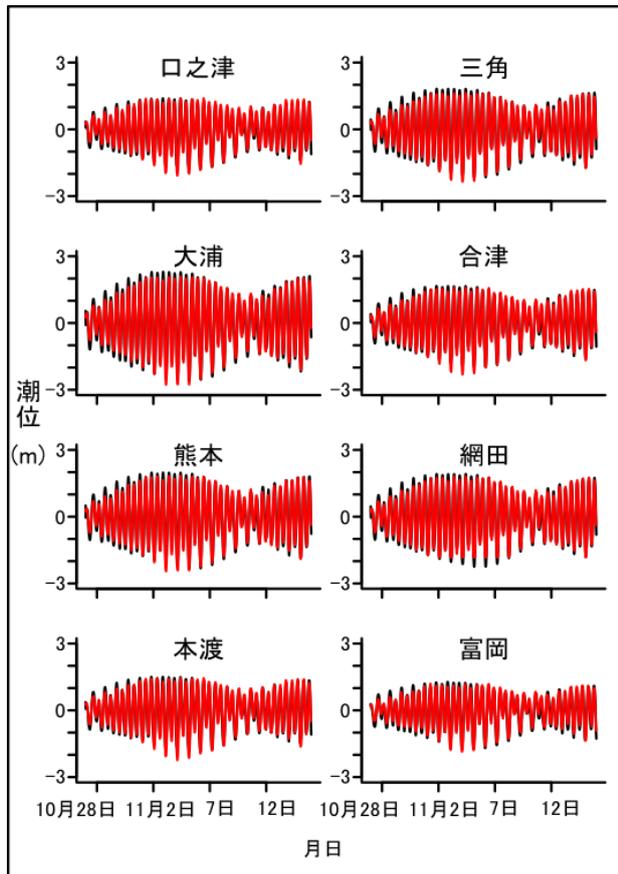
図(1)-3. 粒子輸送量で表したスナモグリ幼生による局所個体群間の連結性

表 (1)-1. スナモグリ局所個体群間の幼生粒子輸送量

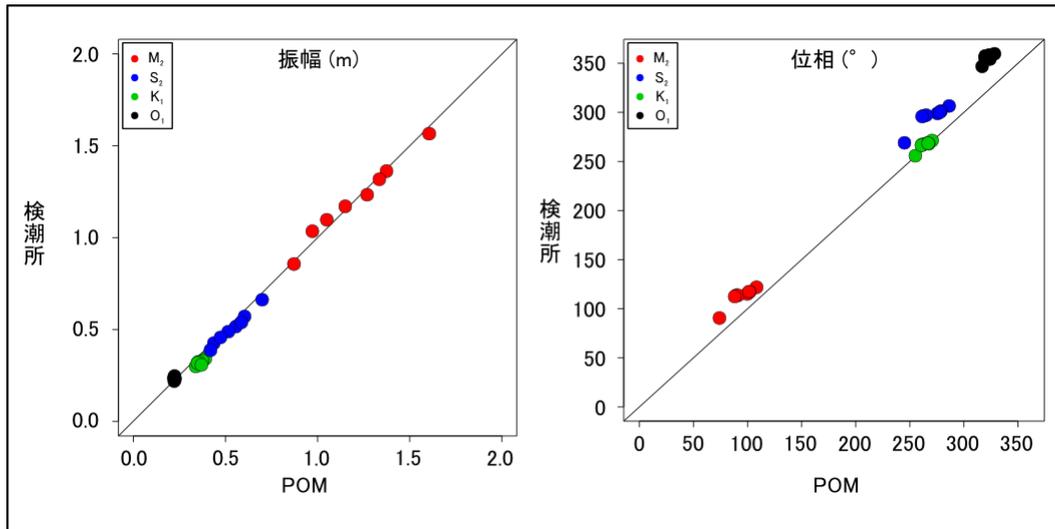
出発干潟名	到着干潟										
	富岡湾	鬼池	天草下島東岸	本渡	大矢野島西岸	三角北岸	飯香浦	前浜	大江	龍石	蒲河
富岡	48	1004	135	0	0	30	0	12	0	7	0
鬼池	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
登	0	11	0	0	0	0	0	1	0	0	0
黒崎	2	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0
佐伊津	2	24	2	0	0	0	2	0	0	0	0
茂木根	0	7	1	47	0	0	0	0	0	0	0
広瀬川	0	6	1	29	0	0	0	0	0	0	0
志柿	0	1	2	16	0	0	0	0	0	0	0
大矢野	10	319	3	0	8	6	0	0	0	0	0
樋合	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
太田尾	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
赤瀬	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
御興来	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
飯香浦	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
前浜A	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
前浜B	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
大江	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
龍石	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0
須川	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
蒲河	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

2) イボキサゴ幼生輸送の数値実験

【POM の精度確認】天草灘～有明海の各検潮所の観測潮位データと、各検潮所の位置に対応する POM の計算潮位データは、概ね一致していた (図(1)-4)。観測潮位と計算潮位の主要 4 分潮の振幅における分散と相関は、 M_2 では 0.04 m と 0.99、 S_2 では 0.03 m と 0.99、 K_1 では 0.04 m と 0.74、 O_1 では 0.02 m と -0.17 であった。位相における分散と相関は、 M_2 では 21.0° と 0.91、 S_2 では 30.4° と 0.9、 K_1 では 3.9° と 0.88、 O_1 では 37.2° と 0.73 であった (図(1)-5)。



図(1)-4. 検潮所の観測潮位と POM による計算潮位との対応。各検潮所の観測潮位 (赤線) と POM に入力した海底地形上において各検潮所の位置に対応する地点の計算潮位 (黒線) を表す。口之津・三角・大浦の潮位データは JODC より取得した。合津・熊本・網田・本渡・富岡の潮位データは熊本県防災情報 HP から取得した。



図(1)-5. 各検潮所の観測潮位・位相と POM による計算潮位の主要 4 分潮の振幅・位相との対応。観測潮位と計算潮位のそれぞれを調和分解し、得られた振幅 (m)・位相 (°) の対応を表す。図中の対角線は切片 0・傾き 1 の直線であり、この直線上に近いほど精度が良いことを表す。

【粒子追跡】富岡・鬼池・御領・佐伊津・本渡の各干潟から 2009 年 10 月 27 日 16:30 に放出された仮想イボキサゴ幼生粒子のうち、最短浮遊期間の 3 日間が経過した後に干潟に到着したものに着目した (図(1)-6)。

各干潟から出発した粒子の到着個数が最大となった時刻 (10 分単位四捨五入) と個数 (万単位四捨五入; 正確な数は図(1)-6 に挿入) は、以下のものであった。(1) 富岡到着の粒子: 富岡出発のものが 2009 年 10 月 30 日 16 時 30 分に 61,618 万個、鬼池出発が 11 月 1 日 9 時 20 分に 77 万個、御領出発が 10 月 31 日 19 時 20 分に 3,179 万個、佐伊津出発が 11 月 1 日 9 時 00 分に 5,272 万個、本渡出発が 11 月 3 日 7 時 30 分に 1,327 万個。(2) 鬼池到着の粒子: 富岡出発が 11 月 2 日 16 時 50 分に 527 万個、鬼池出発が 11 月 1 日 4 時 10 分に 189 万個、御領出発が 10 月 30 日 20 時 50 分に 59,323 万個、佐伊津出発が 10 月 30 日 20 時 40 分に 11,546 万個、本渡出発が 10 月 31 日 10 時 40 分に 107,665 万個。(3) 御領到着の粒子: 富岡出発が 10 月 30 日 17 時 10 分に 217 万個、鬼池出発が 10 月 30 日 19 時 40 分に 136 万個、御領出発が 10 月 30 日 19 時 30 分に 525,76 万個、佐伊津出発が 10 月 30 日 18 時 50 分に 3,544 万個、本渡出発が 10 月 31 日 9 時 20 分に 14,391 万個。(4) 佐伊津到着の粒子: 富岡出発が 11 月 5 日 6 時 30 分に 19 万個、鬼池出発が 10 月 31 日 6 時 00 分に 5 万個、御領出発が 10 月 31 日 6 時 30 分に 1,341 万個、佐伊津出発が 10 月 31 日 5 時 20 分に 365 万個、本渡出発が 9 時 00 分に 2,147,733 万個。(5) 本渡到着の粒子: 鬼池出発が 11 月 9 日 13 時 00 分に 0.08 万個、御領出発が 11 月 7 日 19 時 20 分に 49 万個、本渡出発が 11 月 2 日 17 時 10 分に 55,146 万個 (富岡と佐伊津からは到着しなかった)。

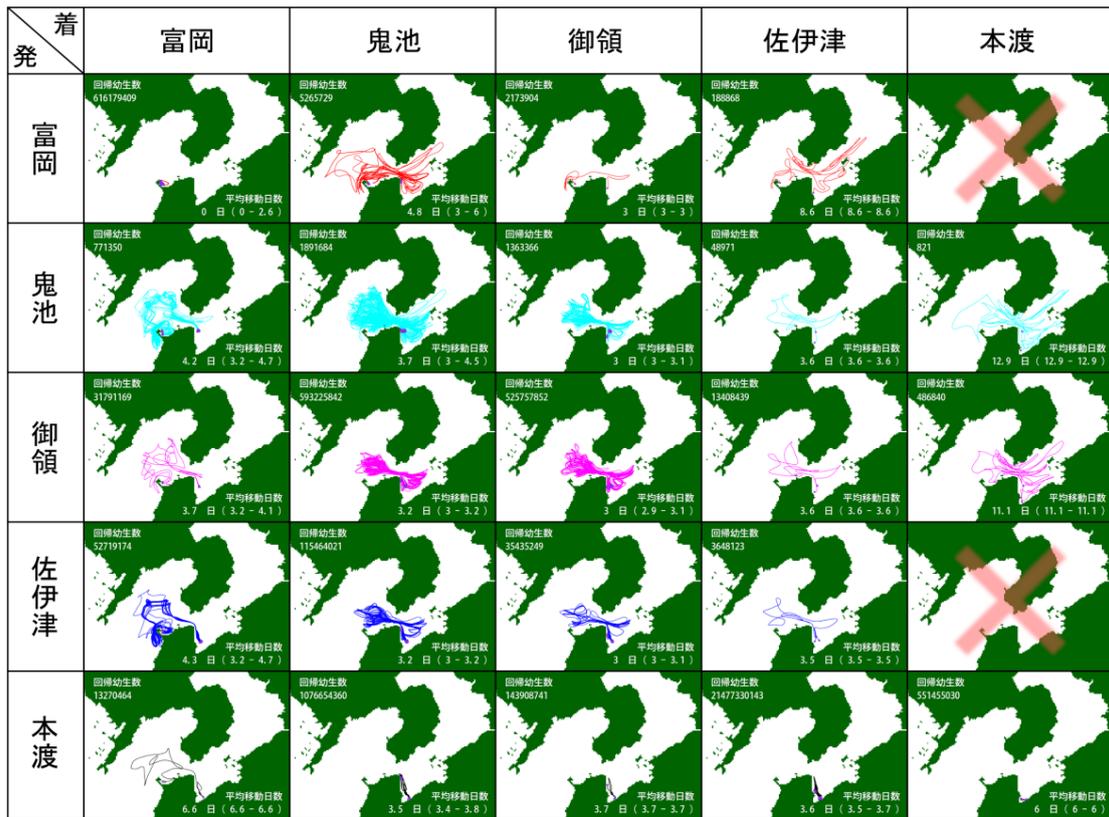
各干潟から出発した粒子のうち、干潟に到着した (自己回帰を含む) ものの移動軌跡と日数は以下のものであった (図(1)-6 に挿入)。(1) 富岡出発の粒子: 富岡南西から湯島 (図(序)-1 参照) の南部までを移動し、3-8.6 日間で鬼池・御領・佐伊津に到着した。また、富岡湾に戻った粒子は外に出ることはなく、0-2.6 日で干潟に到着した。(2) 鬼池出発の粒子: 湯島の南部および北東部から橘湾南部と富岡南西部を移動し、3-12.9 日間ですべての干潟に到着した。(3) 御領出発の粒子: 湯島北東部から橘湾南部を移動し、2.9-11.1 日間ですべての干潟に到着した。(4) 佐伊

津出発の粒子：湯島南西部から橘湾南部および富岡南西部を移動し、3-4.7 日間で本渡以外の干潟に到着した。(5) 本渡出発の粒子：一部は早崎瀬戸を通り、橘湾南部を通って富岡干潟に 6.6 日間で到着した。また、本渡から富岡以外の干潟に到着した粒子は、沿岸を移動し、かかった日数は 3.4-6 日であった。富岡に到着した粒子は、必ず富岡湾内を移動経路に含んでいた。また、富岡以外の干潟に到着した粒子は、富岡湾への進入履歴はなかった。

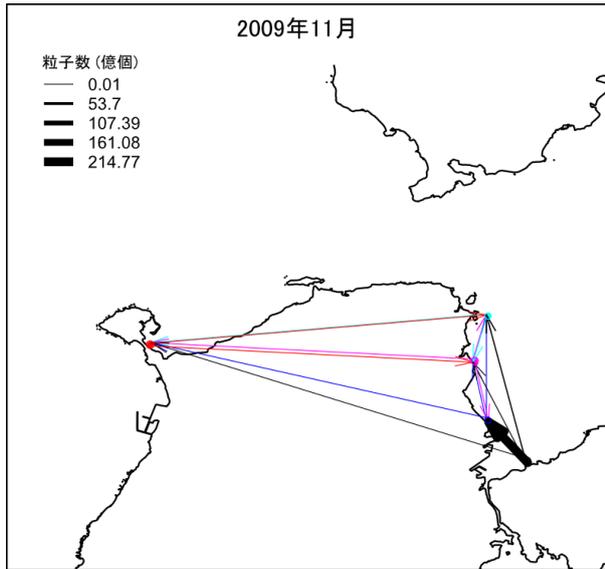
イボキサゴ幼生の輸送による局所個体群間の連結性を調べるため、発着干潟の関係を矢印で、また到着個数を矢印の太さで表した(図(1)-7)。本渡から佐伊津への移動量が最も多く、2,147,733 万個であった。佐伊津からは、鬼池への移動量が最も多く、11,546 万個であった。次いで富岡への移動量が多く、5,272 万個であった。富岡からは、自己回帰を除くと、鬼池への 527 万個が最も多かった。

かつて富岡湾干潟個体群が絶滅・回復したとき、幼生供給の鍵を握っていたのは、到達量の多さ・到着期間の短さの点で、佐伊津干潟であったと推測される。それに次いで御領干潟も重要であっただろう。最大個体群サイズを有する本渡干潟からは到達量が少なく、期間が長いことが難点である。しかし、本干潟からは佐伊津・御領干潟に幼生が有効に供給されている。したがって、面積は小さくとも、本渡-富岡の中間にある干潟も幼生輸送の経由地として保全する意義があるといえよう。

2009 年 11 月



図(1)-6. 仮想イボキサゴ幼生粒子の移動軌跡。1 列目と 1 行目の地名はそれぞれ粒子の出発地点と到着地点を表す。各図中左上に示した幼生回帰数は到着地点の干潟で計数された粒子数から算出した値であり、計算期間中の最大値を表す。各図中右下に示した日数は発着地点間の平均移動日数であり、括弧内は最小値～最大値を表す。図中の紫色の点は発着地を表す。×印は発着地点間での幼生の移動がなかったことを表す。



図(1)-7. 幼生輸送量。矢印の向きは幼生の移動の方向を表し、線の太さは粒子の個数を表す。干潟の地点を中心とした丸印は自己回帰を表す。

2) スナモグリ幼生発育速度の水温依存性の検出

a. 水温・塩分条件

21℃に設定した水槽では、飼育期間中の平均水温±標準偏差は 20.8 ± 0.54 °C、平均塩分±標準偏差は 32.2 ± 0.5 であった。18℃水槽では、水温は 17.5 ± 0.2 °C、塩分は 32.8 ± 0.4 であった。24℃水槽では、水温は 24.0 ± 0.04 °C、塩分は 32.4 ± 0.25 であった。25.5℃水槽では、水温は 25.4 ± 0.2 °C、塩分は 33.3 ± 1.4 であった。27℃水槽では、水温は 27.0 ± 0.1 °C、塩分は 33.5 ± 0.4 であった。水温に関しては、目標値をほぼ達成できた。塩分は 32 から 34 まで変動したが、天草灘での幼生の鉛直移動範囲で記録された塩分の変動範囲内に収まっており¹⁾、水温間での幼生の発育期間と生残率の比較には影響を及ぼさないと考えられた。

b. 幼生発育期間と生残率

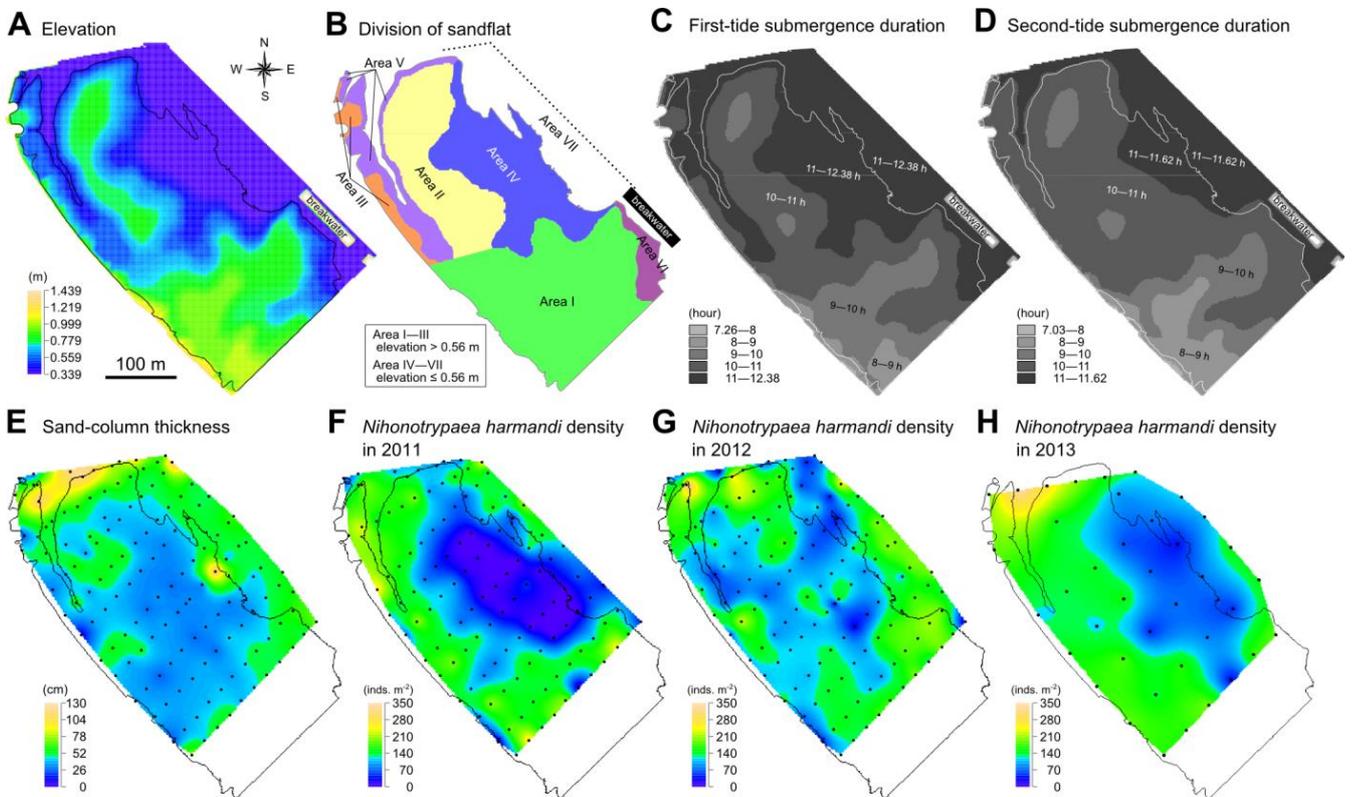
抱卵個体からゾエア I 期幼生の放出後、デカポディッド期幼生の出現ピークは、21℃・24℃水槽では 30 日目、18℃水槽では 46 日目、25.5℃水槽では 26 日目（ほぼ同じ高さの 2 つのピークの中点）、27℃水槽では 23 日目であった。デカポディッドの期間は 3～4 日間であり、脱皮して幼稚体となる。野外ではこの期間中に天草灘から富岡干潟に回帰する必要がある。デカポディッド期幼生の総個体数から求めた生残率は、18℃水槽では 6.4 %、21℃水槽では 7.35 %、24℃水槽では 4.7 %、25.5℃水槽では 5.8 %、27℃水槽では 0.7 %であった。野外では雌個体群からのゾエア I 期幼生の放出ピークは大潮の中日と同期しており、幼生の生育場所である天草灘での平均生息水深（40 m）の水温 21～24℃では、ちょうど 2 回後の大潮の中日（29 日後）にデカポディッド期幼生の出現が同期していることになる。このとき強い上げ潮流を利用できるので、高回帰率がもたらされると考えられる。18℃では幼生期間の延長が起り、27℃では幼生期間が最短になったものの、生残率がきわめて低かった。25.5℃では幼生の発育期間が短くなり、生残率もかなり高かった。これは一見すると、海水流動による散逸と被食による減耗の機会を減らし、干潟への幼生回帰率を高める最適条件のように思われる。しかし、実際には、デカポディッド幼生にとって小潮～中潮時の弱い上げ潮流しか利用できないことになり、回帰率が低くなることにつながる可能性がある（大潮～小潮周期と幼生回帰時期のミスマッチ）。地球温暖化に伴う海水温の上昇は、スナモグリ個体群の衰退と干潟ベントス群集の大きな変化をもたらす可能性がある。

3) 空撮による干潟のアカエイ摂餌痕の解析

a. 干潟の環境要因とスナモグリの分布

干潟の標高は+0.56 m を境に大きく 2 つに分かれていた (図(1)-8A,B)。2012 年 8 月 17-18 日には干満が 2 回あり、最高水位はともに 2.7 m であった。1 回目の潮位変動での継続冠水時間の分布は標高の分布とほぼ対応しており、11-12.4 時間の低潮帯と 8-10 時間の高潮帯に分かれた (図(1)-8C,D)。2 回目の潮位変動では、低潮帯の継続冠水時間は 1 回目よりも 0.7 時間短かった。

干潟の砂層の厚さは 47 ± 20 cm (平均 \pm 標準偏差) であり、最も薄い層 (30 cm) が 2012 年空撮域の最低潮部の広い区域を占めていた (図(1)-8B,E : 区域 IV)。その周りに徐々に厚い層が取り巻いていた。スナモグリの個体数密度 (平均 \pm 標準偏差と最高値 m^{-2}) は、 103.5 ± 65.2 と 268 (2011 年)、 123.3 ± 50.4 と 351 (2012 年)、 134.3 ± 62.6 と 343 (2013 年) であった (図(1)-8F-H)。2011 年と 2013 年には、最低密度域は区域 IV と一致していた。その周りに放射状に密度が高まっていた。2012 年には、最低密度区域は 3 つのパッチに縮小していた。

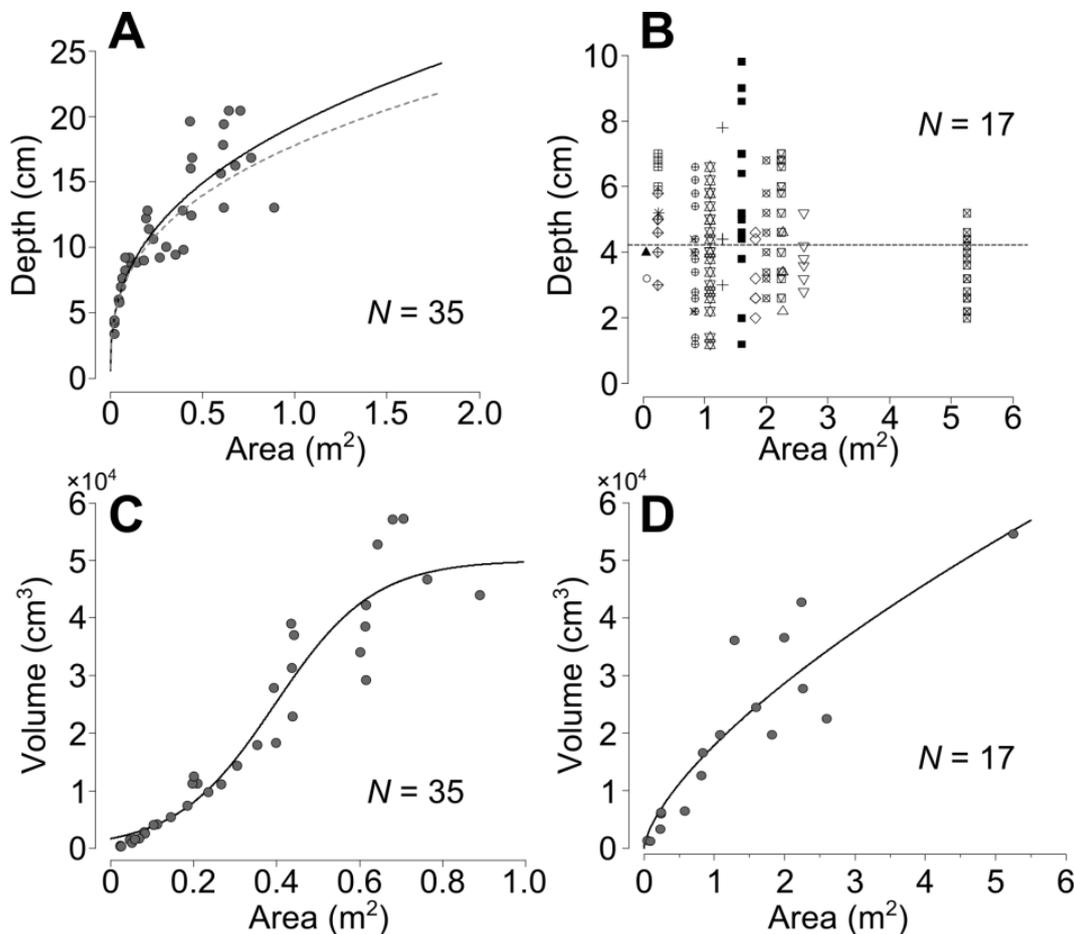


図(1)-8. 富岡湾干潟の空撮域における環境諸元 (A-E) とスナモグリの個体数密度 (F-H) の分布。A : 苓北検潮所の潮位基準面からの標高。B : 標高による干潟の区分。C : 2012 年の空撮期間中 (2 日間)、最初の潮の継続冠水時間。D : 同、2 回目の潮の継続冠水時間。E : 砂層の厚さ。F-H : 2011, 2012, 2013 各年。

b. アカエイ摂餌痕の諸元 (歩行調査の結果)

干潟上で記録されたエイ摂餌痕の諸元の範囲は以下の通りであった。(1) 楕円状摂餌痕の最大深さ 3.4 - 20.4 cm ; 面積 243 - 8898 cm^2 ; 体積 270 - 57200 cm^3 ; (2) 溝状摂餌痕の平均深さ 2.8 - 6.0 cm ; 面積 510 - 52543 cm^2 ; 体積 1140 - 54600 cm^3 。楕円状摂餌痕では、最大深さは面積とともに増加し、最良適合回帰式はべき乗関数であった (図(1)-9A、実線)。この式は以前に確立していた回

帰式（点線；3.（1）で言及）とほぼ一致した。溝状摂餌痕では、深さの範囲は狭く、測定点全体で 4.2 ± 1.7 cm（平均 ± 標準偏差, $N = 124$ ）であった（図(1)-9B）。体積-面積間の最良適合回帰式は、楕円状摂餌痕ではロジスティック関数、溝状摂餌痕ではべき乗関数であった（図(1)-9C,D）。



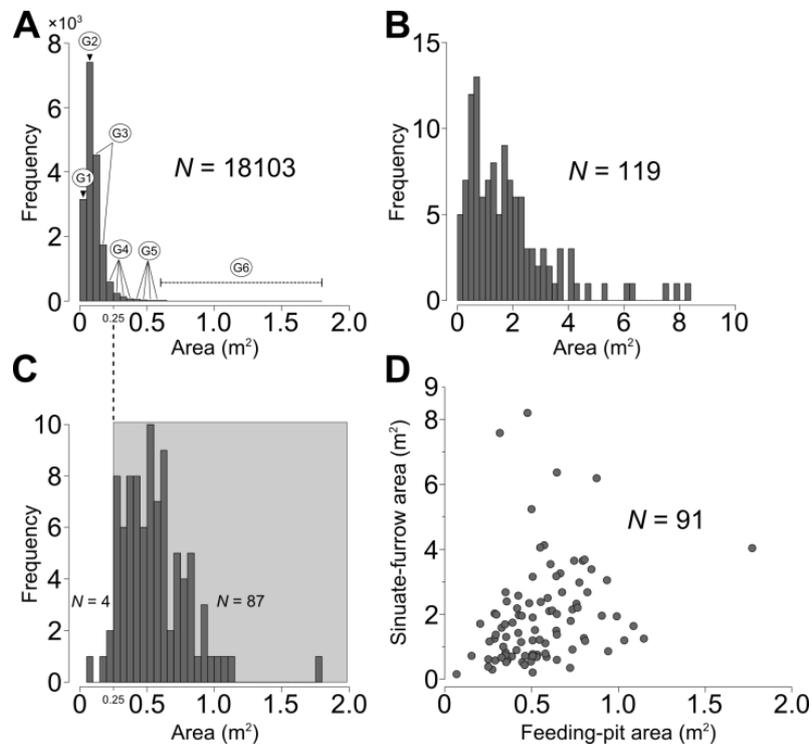
図(1)-9. 富岡湾干潟で新しく生成されたアカエイ摂餌痕の諸元間の関係（歩行調査の結果）。A：楕円状摂餌痕の最大深さと面積との関係。実線は黒丸データ群への回帰曲線。点線は以前の調査結果に基づく回帰曲線。B：溝状摂餌痕の最大深さと面積との関係。各摂餌痕の複数カ所の測定データを同じ記号で表す。C：楕円状摂餌痕の体積と面積との関係及び回帰曲線。D：溝状摂餌痕の体積と面積との関係及び回帰曲線。

c. 2012年の空撮結果に基づくアカエイ摂餌痕の密度と分布

2012年の空撮域全体で1日に生成されたエイの楕円状摂餌痕の総数は18103であり、個々の面積は $243\text{--}17700$ cm²（範囲）と 1060 ± 816 cm²（平均 ± 標準偏差）であった。摂餌痕面積（ A , cm²）の頻度分布は以下の6群（G1-G6）に分けられた（図(1)-10A）：G1 [$A \leq 500$, N （摂餌痕数）= 3159（全体の17.45%）]；G2 [$500 < A \leq 1000$, $N = 7397$ （40.86%）]；G3 [$1000 < A \leq 2000$, $N = 6275$ （34.66%）]；G4 [$2000 < A \leq 4000$, $N = 1066$ （5.89%）]；G5 [$4000 < A \leq 6000$, $N = 136$ （0.75%）]；G6 [$A > 6000$, $N = 70$ （0.39%）]。面積値の平均 ± 標準偏差はG1からG6まで順に、 383 ± 72 、 744 ± 141 、 1353 ± 258 、 2573 ± 497 、 4788 ± 546 、 8383 ± 2250 であった。楕円状摂餌痕を（大きさの目安として）同一面積の円に変換すると、各群の境界値（ B (Boundaries)）と平均値（ M (Mean)）は直径値（ D (Diameter)）として以下のように表される（ DB ； DM , cm）：G1 ($DB \leq 25$; $DM = 22$)；G2 ($25 < DB$

≤ 36; 31) ; G3 (36 < DB ≤ 50; 41.5) ; G4 (50 < DB ≤ 71; 57) ; G5 (71 < DB ≤ 87; 78) ; G6 (DB > 87; 103)。直径の最小値、最大値、全平均値はそれぞれ 17.6 cm、150.1 cm、36.7 cm であった。楕円状摂餌痕は干潟全体に広く分布していた (図(1)-11A)。その全群の個数密度の平均 ± 標準偏差と最大値は、 16.5 ± 8.4 と 59.0 個 100 m^{-2} であった (10 m 四方のグリッド・セル数は 1187)。特に大型のものは区域 IV を中心に分布していた。

溝状摂餌痕面積の範囲は $865\text{--}82059 \text{ cm}^2$ 、平均 ± 標準偏差は $18475 \pm 15988 \text{ cm}^2$ (総個数 119) であった。このうち 91 個が楕円状摂餌痕に付随していた (図(1)-10B)。溝状摂餌痕を伴うほぼすべての楕円状摂餌痕 (96%) は面積が 2500 cm^2 を超えており (図(1)-10C)、これは G4–G6 に属していた (図(1)-10A)。溝状摂餌痕面積と楕円状摂餌痕面積との間には弱い正の相関関係があった ($r = 0.26$; $P < 0.05$; 図(1)-10D)。溝状摂餌痕は主に区域 IV に分布しており (図(1)-11B; 個数 = 73)、個数密度の平均 ± 標準偏差と最大値は 0.3 ± 1.0 と 13.6 個 100 m^{-2} (グリッド・セル数 = 280) であった。

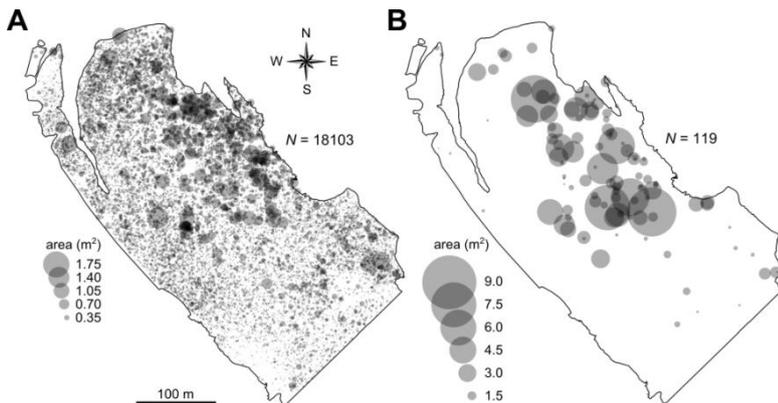


図(1)-10. A–C：富岡湾干潟で新しく生成されたアカエイ摂餌痕の面積頻度分布 (2012 年の空撮に基づく)。A：楕円状摂餌痕 (G1–G6 は群名)。B：溝状摂餌痕。C：溝状摂餌痕を伴う楕円状摂餌痕の頻度分布。面積 0.25 m^2 以上の楕円状摂餌痕が 96% を占める。D：同、溝状摂餌痕と楕円状摂餌痕の面積間の関係。

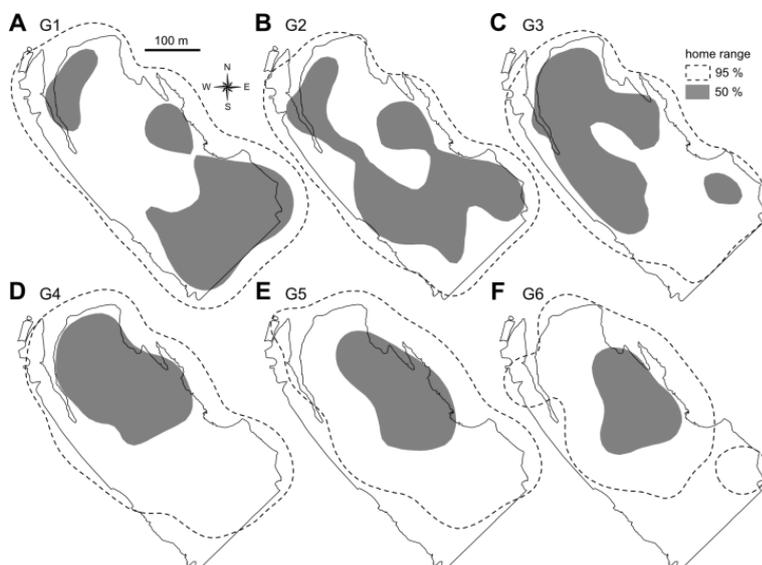
楕円状摂餌痕の 95% カーネル・ホームレンジは全ての G 群で干潟全体を覆っていたが (G1 から G6 まで順に 100, 99, 95, 93, 82, 69% の面積)、50% ホームレンジでは成長に伴う変化がみられた (図(1)-12)。各 G 群における位置は南西部から北西部を経て北東部に移行していた。それらの干潟全体に対する面積の割合は G1–G3 (42–48%) から G4–G6 (19–34%) へと大きく縮小した。

餌 (スナモグリ) 密度と干潟標高に対するアカエイの各 G 群の選択性を検出する一般化線形モデルのあてはめでは、G1, G2, G4, G6 についてはモデル 3 (餌密度と標高) が、また、G3 につい

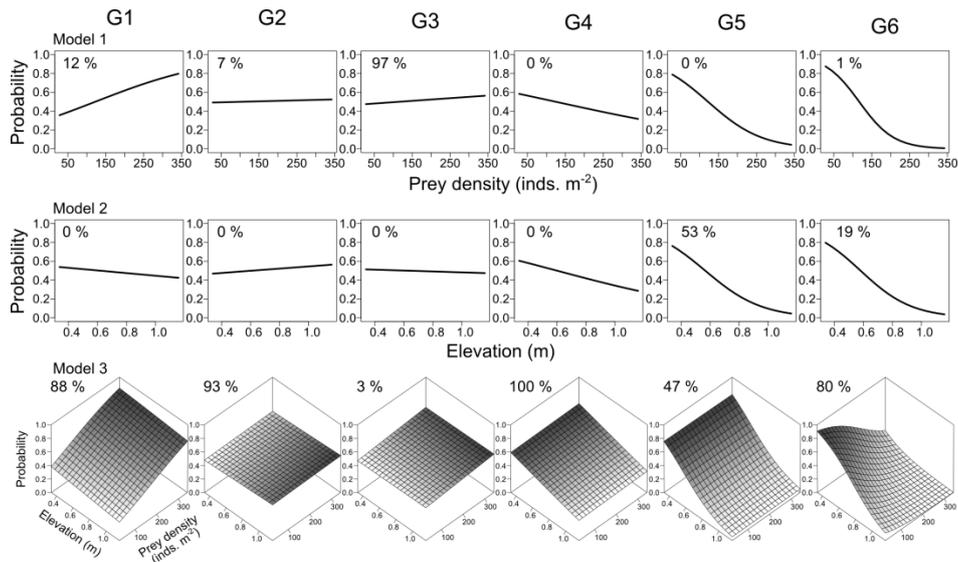
てはモデル 2 (餌密度のみ) が採択された(図(1)-13)。G5 については、モデル 1 (標高のみ) がモデル 3 よりも少し頻度高く選ばれ、モデル 4 (餌密度・標高とも無関係) は全 G 群で採択されなかった。最小のアカエイ (G1) は広範囲の標高で、高い餌密度の場所に対する強い選択性を示したのに対し、最大のアカエイ (G6) は低標高と低餌密度の場所に対する強い選択性を示した。そして、これら 2 群の間で個体成長に伴う推移がみられた。G2・G3 間では最良適合モデルは異なっていたが、全体のグラフ形状は似ており、標高と餌密度に対する選択性は弱かった。顕著な転換が G4 で起こり、低標高に対する強い選択性が広範囲の餌密度に対してみられた。この傾向は G5 に引き継がれた。ここで、餌密度が区域 IV よりも高い最低潮帯(区域 VII)を大型エイ (G4-G6) が選択するか否かという問いが生じる (図(1)-8A,B,G)。これには、最低潮帯が干出しなかった 2012 年の調査結果からは答えられない。このことを、面積 0.25 m² 以上をもつ楕円状摂餌痕の分布を 2011・2012 年の空撮結果を比べることで検討した (図(1)-14A,B ; (注) 2011 年のデータは生成後 2 日以上経過した摂餌痕も含む)。両年間で、空撮域全体での分布様式は似ていた。2011 年には、摂餌痕個数密度の平均 ± 標準偏差は区域 VII が区域 IV よりも有意に高かった (3.2 ± 1.1 対 2.3 ± 1.8 100 m⁻² (直径 20 m の円内密度から換算 ; $P < 0.05$, Mann-Whitney *U*-test ; 円の個数 = 11 (両年))。大型エイは餌密度にかかわらず、干潟の低潮帯を選択する傾向があるといえる。



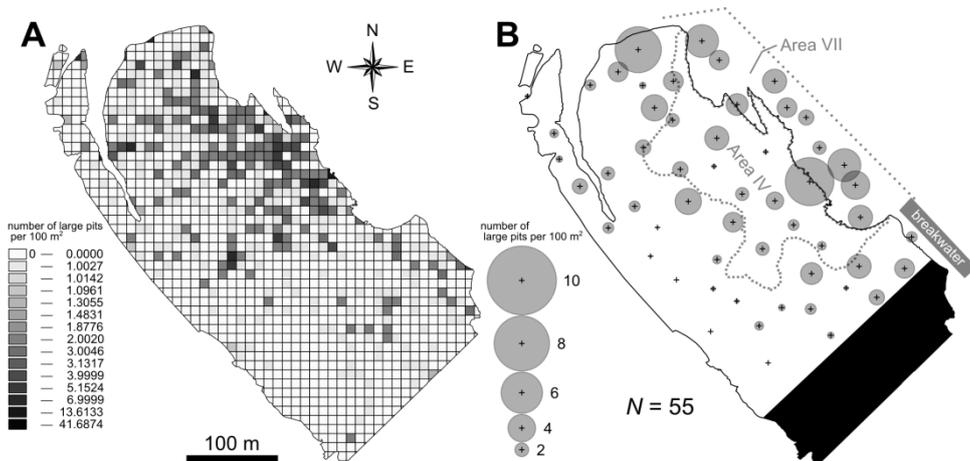
図(1)-11. A : 富岡湾干潟で 1 日間に生成されたアカエイ楕円状摂餌痕の分布 (2012 年の空撮に基づく)。個々の大きさを円の面積で表してある。B : 同、溝状摂餌痕の分布。



図(1)-12. A-F : 富岡湾干潟で 1 日間に生成されたアカエイ楕円状摂餌痕の群別のカーネル・ホームレンジ (2012 年の空撮に基づく)。群 G1-G6 は図(1)-10A における区分。



図(1)-13. 富岡湾干潟における餌（＝スナモグリ）密度と標高に対するアカエイの選択性を検出するための一般化線形モデルのあてはめ結果（2012年の空撮に基づく）。群G1-G6（図(1)-10Aにおける区分）ごとに、99回の試行のうちモデル1（餌密度のみを説明変数）、モデル2（標高のみ）、モデル3（両方）が最良適合として選ばれた割合（%）を示す。モデル4（帰無モデル：両方に無関係）は全く選ばれなかった。

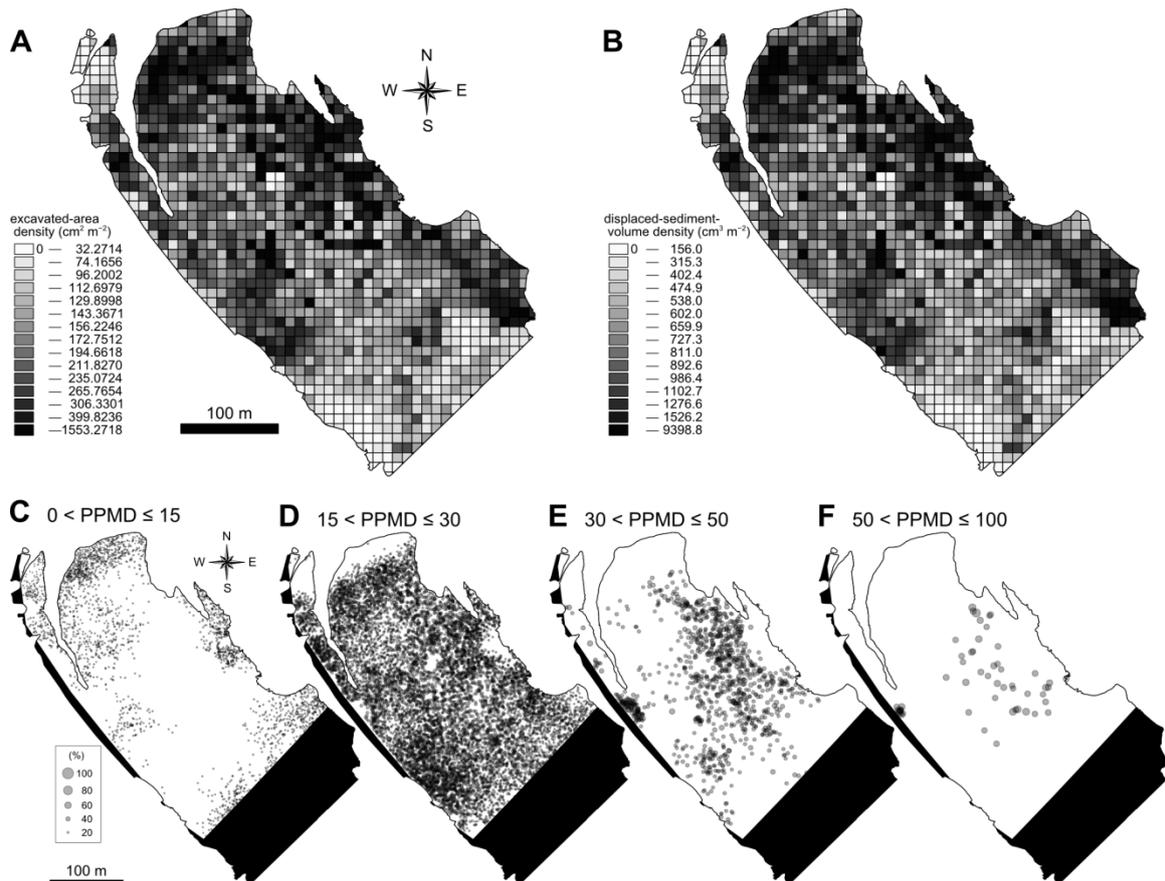


図(1)-14. A：富岡湾干潟で1日間に生成されたアカエイ楕円状摂餌痕のうち、面積が 0.25 m^2 以上のものの個数密度分布（2012年の空撮に基づく）。B：富岡湾干潟で見いだされたアカエイ楕円状摂餌痕のうち、 0.25 m^2 以上のものの個数密度分布（2012年の空撮に基づく；生成後2日以上経過した摂餌痕も含む）。ランダムに発生させた55個の地点における 100 m^2 の円内に含まれる個数を凡例の円の面積に比例させて描いた。

d. 干潟におけるアカエイの基質攪拌量の空間変異

2012年の干潟空撮域におけるアカエイ摂餌痕面積密度の平均 ± 標準偏差と最大値は 194 ± 147 ($N = 1187$) と $1553 \text{ cm}^2 \text{ m}^{-2}$ であった（図(1)-15A）。楕円状・溝状摂餌痕それぞれの体積-面積回帰式（図(1)-9C,D）を面積密度に適用すると、摂餌痕体積密度の平均 ± 標準偏差と最大値は 786 ± 560 ($N = 1187$) 及び $9399 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-2}$ と推定された（図(1)-15B）。干潟の11 haあたり約 86 m^3 の砂が1日間で掘り起こされたことになる。アカエイの摂餌活動に対するスナモグリ個体数の減りや

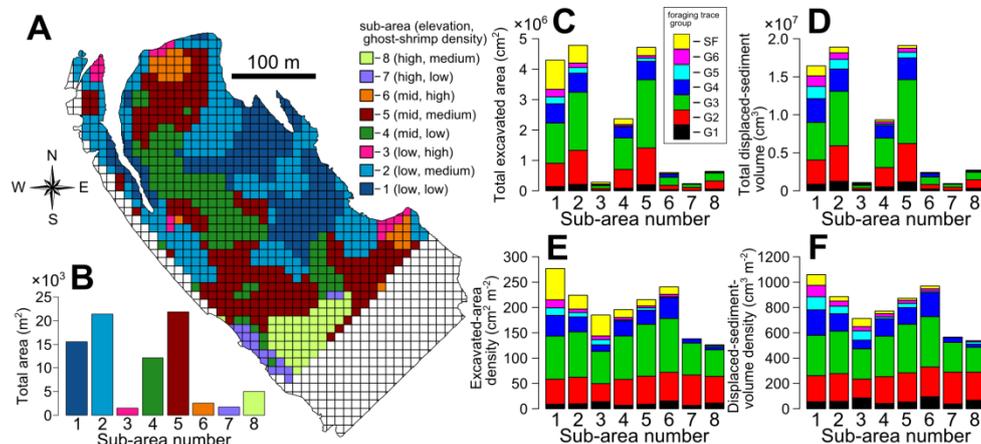
すさは、砂層の厚さに対するエイ穴の相対的な深さの割合に応じて変化するだろう（砂層最下部はスナモグリの避難場所となりうる）。この割合の値を、楕円状摂餌痕の最大深さ-面積回帰式（図(1)-9A）を空撮で検出された各摂餌痕面積に適用することで求め、干潟全体での分布図を作成した（図(1)-15C-F）。割合値が高い（> 30%）区域は、砂層の厚さが最も薄い区域 IV と一致していた。特に、割合値が 50% を超える摂餌痕は、ほぼ本区域にあった。先述したように、ここでは餌密度が最低で、最大摂餌痕面積群（G5・G6）が集中していた（図(1)-8F-H、図(1)-12E,F）。



図(1)-15. A: 富岡湾干潟で1日間に生成されたアカエイ摂餌痕の面積密度分布(2012年の空撮に基づく)。B: 同、体積密度分布。C-F: 楕円状摂餌痕の最大深さ(図(1)-9A)がその場の砂層の厚さ(図(1)-8E)に占める割合値(PPMD, %)の4区分ごとの分布。

2012年の干潟全体にわたるアカエイ摂餌痕面積・体積密度の空間分布を、クリギング補間した干潟標高と餌(=スナモグリ)密度の組み合わせ(図(1)-8A,G)で分けられた区画の間で比較した。ここでは、標高と餌密度の範囲はそれぞれ3等分した(それぞれの中での平均±標準偏差をカッコ内に記す): (1) 標高(m): $0.34 \leq \text{低}(0.45 \pm 0.09) < 0.61$, $0.61 \leq \text{中}(0.73 \pm 0.07) < 0.88$, $0.88 \leq \text{高}(0.94 \pm 0.04) \leq 1.15$; (2) 餌密度(スナモグリ個体数 m^{-2}): $28.6 \leq \text{低}(89.0 \pm 15.8) < 107.82$, $107.82 \leq \text{中}(132.9 \pm 20.5) < 187.01$, $187.01 \leq \text{高}(206.0 \pm 18.0) \leq 266.20$ 。低標高および高標高の区画における空撮日の満潮時の平均水位はそれぞれ2.6 mと2.1 mであった。可能な9つの区画は離散的なパッチを形成していた(図(1)-16A): 区画1(低標高; 低餌密度)、区画2

(低；中)、区画3(低；高)、区画4(中；低)、区画5(中；中)、区画6(中；高)、区画7(高；低)、区画8(高；中)；区画9(高；高)は存在しなかった。区画1・2・4・5を合わせると干潟全体面積の86.9%を占めていた(図(1)-16B)。各区画面積の合計および各グリッド・セルにおける摂餌痕面積・体積密度(図(1)-15A,B)に基づき、各区画における摂餌痕面積・体積の各合計値を推定した(図(1)-16C,D)。さらに、区画ごとに、平方メートルあたりの平均密度をアカエイの基質攪拌速度を表す指標とみなした(図(1)-16E,F)。図(1)-16C-Fには、各楕円状摂餌痕群と溝状摂餌痕が占める割合も示されている。1日あたり最高の基質攪拌速度は区画1でみられ($276.9 \text{ cm}^2 \text{ m}^{-2}$ と $1058.9 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-2}$)、最低値はその半分であった($126.1 \text{ cm}^2 \text{ m}^{-2}$ と $537.2 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-2}$:ともに区画8)。区画1-6(攪拌速度の高値群)を合わせた平均±標準偏差の値と区画7・8を合わせた群(同、低値群)の平均値はそれぞれ、摂餌痕面積密度で 223.0 ± 33.0 と $132.1 \text{ cm}^2 \text{ m}^{-2}$ 、体積密度で 878.6 ± 126.1 と $550.7 \text{ cm}^3 \text{ m}^{-2}$ であった。標高が高い区画(7・8)で基質攪拌速度が低かったのは、楕円状摂餌痕のG4-G6と溝状摂餌痕が少なかったためである。G1が占める割合は区画群1-3、4-6、7・8のそれぞれで餌密度とともに増加した。すべての区画群を通じて最大の割合は中間サイズの摂餌痕群(G2・G3: 個体群の中での卓越“コホート”；図(1)-10A)で占められていた。摂餌痕面積密度に占めるG1、G2+G3、[(G4-G6)+溝状摂餌痕]ごとの割合の範囲は以下のものであった(各端の値をもつ区画をカッコ内に記す): 3.3%(区画1)～9.0%(区画8)、48.6%(区画1)～89.3%(区画7)、5.9%(区画7)～48.1%(区画1)。摂餌痕体積密度については、同順に、5.2%(区画1)～12.5%(区画8)、49.6%(区画1)～86.3%(区画7)、7.0%(区画7)～45.2%(区画1)であった。



図(1)-16. A: 標高とスナモグリ密度によって分けた富岡湾干潟の8区画(2012年の空撮に基づく)。B: 各区画の面積。C, D: 各区画における総摂餌痕面積、総摂餌痕体積。E, F: 各区画における摂餌痕面積密度、摂餌痕体積密度。G1-G6は楕円状摂餌痕群(図(1)-10Aにおける区分)、SFは溝状摂餌痕であり、それぞれが占める割合を示してある。

e. 考察

富岡湾干潟ではアカエイの摂餌痕は1995年から急激に増えた。有明海を含む西九州沿岸域の砂質干潟は、晩春から中秋にかけてアカエイによる大規模攪乱に曝される全く新しい相に入った。また、特に北向きの干潟は、中秋から初春まで北寄りの季節風が引き起こす高波浪に曝されるの

で、周年、慢性的に攪乱されるようになったといえる。これは干潟のベントス群集と生態系に大きな変化を引き起こすことになる予測される。

スナモグリ類はエイ類が好む餌ベントスの一つである^{2, 3)}。有明海の広大な砂質干潟では、ハルマンスナモグリと同属のニホンスナモグリの個体群がアカエイの摂餌によってほぼ壊滅した⁴⁾。スナモグリ類自身も強い基質攪拌者であるので、アカエイによるスナモグリ類個体群の縮小は、干潟生物群集全体による基質攪拌に複合的な局面をもたらすといえる。アカエイが干潟のどこで摂餌するのかによって、基質攪拌面積・体積の空間変異がもたらされる。これを把握するためには、エイ類に限らず、干潟に進入する捕食者の摂餌痕を広範囲にわたって素早く調査することが必要である。このことを空撮によって実現したのは本研究が初めてである。また、平坦な干潟の標高を精密に測量したこと、及び餌密度の空間分布を把握したことで、これらの要因が、アカエイの成長に伴う摂餌場所選択の変化をもたらすことを明らかにすることができた。富岡湾干潟では、アカエイの最小サイズ群（G1）は広い標高範囲で餌密度に対する強い選択性を示した。餌密度の選択性は中型サイズ群（G2・G3）で弱まり、大型サイズ群（G4-G6）で消失した。エイは個体成長に伴って砂層をより深く攪拌できるようになり（G1から順に6.5, 8.4, 10.7, 13.9, 17.8, 22.3 cm；図(1)-10Aから推定）、一度の掘り起こしで得られるスナモグリ個体数・生物量も増えることが期待される。おそらく、小型エイでは餌の捕獲効率の低さを、主に高地盤にある高い餌密度の場所選択により補っているが、効率の問題は個体成長に伴って解消されるのであろう。小型エイ群は個体あたりのスナモグリに対するインパクトが小さいことと、個体数が中程度（図(1)-10A）であることが相まって、スナモグリ個体群を減らす効果は比較的小さいと考えられる。

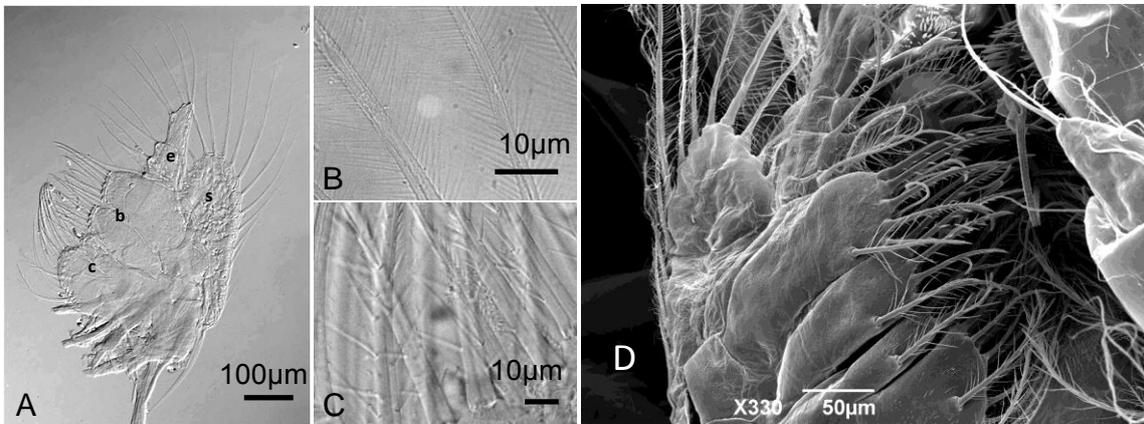
富岡湾干潟では、大型のアカエイは下げ潮に伴って取り残されることを恐れ、餌密度にかかわらず主に低地盤の場所で摂餌するのだろう。この地盤選択を決める標高差は50 cmであった（図(1)-8A）。その結果、高地盤域はスナモグリにとって避難場所になっており、個体数はあまり減らないと考えられる。一方、干潟低潮帯の中でも最低潮域は砂層が厚く（区域VII；図(1)-8E）、その最下層部はスナモグリにとって鉛直的な避難場所となりうる。しかし、最低潮域よりもやや高地盤の場所は砂層が薄く、大型エイにより繰り返し掘り起こされることでスナモグリの密度が最低になったと考えられる（区域IV；図(1)-8F-H）。大型エイはスナモグリの大型個体を選択的に食べ、幼稚体は無視する（玉置、未発表）。区域IVでスナモグリ成体密度の増減が隔年で起こったのは、この餌サイズ選択によるのかもしれない。

富岡湾干潟では、アカエイの体サイズに依存した摂餌場所選択の違いは、個体群レベルでの基質攪拌面積・体積の空間変異をもたらす。しかし実際には、摂餌痕の個数・面積・体積の各密度は狭い範囲内に収まっていた（それぞれ0.14-0.17 m⁻², 132-223 cm² m⁻², 551-879 cm³ m⁻²）。特に、小型群（G1）と大型群（G4-G6）の間で空間的に構造化された基質攪拌量が記録されたが、それぞれによる寄与は個体群全体では相対的に低かった[図(1)-16；前者では（低い個体あたりの基質攪拌量）×（中程度の個体数）；後者では（高い個体あたりの基質攪拌量）×（少ない個体数）]。これに対して、中型群（G2・G3）は個体あたりの基質攪拌量は中程度であるが、個体数が最大であり、干潟を比較的広く利用していたので、群全体としての基質攪拌量が最大となり、個体群全体の基質攪拌量の空間変異を小さくするように作用したと考えられる（図(1)-16E,F）。

(2) 鈴木利一

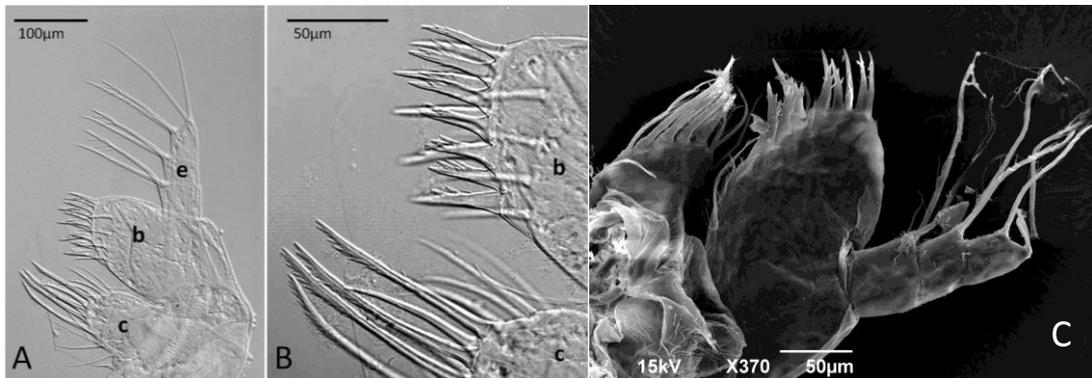
1) 口部付属肢と口部の形態・構造の把握

スナモグリのゾエア幼生が餌を採集する際に、重要な役割を果たすと思われる第二小顎には長い刺毛が存在した (図(2)-1)。Endopod や scaphognathite から生えている羽毛状の刺毛は、その間隔が $1\sim 2\ \mu\text{m}$ と極めて細かいために、水が通過する際にも抵抗が生じ、餌生物の濾過には適していないと考えられた。しかしながら、basis や coxa から生えている刺毛は、枝分かれして程良く密生し、間隔は数 μm 程度となっている。このような刺毛の構造は、草食性のカイアシ類によく見られる構造であり、餌を濾し取るのには適していると考えられた。個体サイズが数 μm 以上あり、遊泳力が弱い植物プランクトンや原生動物プランクトン等を、第二小顎の coxa や basis から生えている刺毛で濾し取ることは可能であり、ゾエア幼生はそのような微小プランクトンを現場海域において摂餌していると推測された。

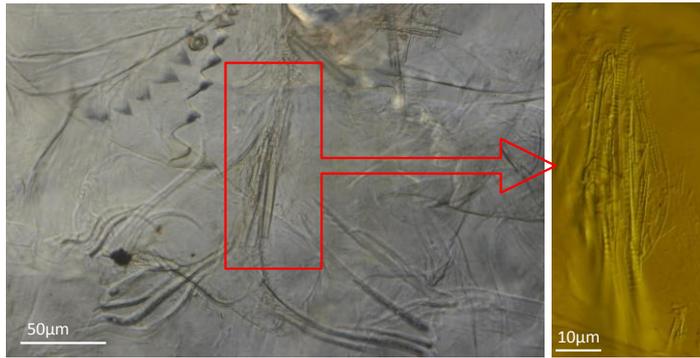


図(2)-1. A : スナモグリのゾエア幼生の第二小顎 (光学顕微鏡写真)。Coxa (c)、basis (b)、endopod (e)および scaphognathite (s)の各部位から刺毛が生えている。B : endopod および scaphognathite から生えている羽毛状の刺毛。C : basis および coxa から生えている刺毛の拡大写真。D : 第二小顎の走査型電子顕微鏡写真。

第一小顎には太く短い刺毛があった (図(2)-2)。この刺毛は、第二小顎の coxa や basis から生えている刺毛とは異なり、密生はしておらず枝分かれも顕著でないことから、植物プランクトンを濾過することには不適であると考えられる。また、第一小顎の刺毛が、大顎の入り口にある羽状目珪藻を支えていると解釈できるような標本が観察されたことから (図(2)-3)、この刺毛は、植物プランクトン等を口に運ぶ (或いは誘導する) 役割を果たしていると考えられた。

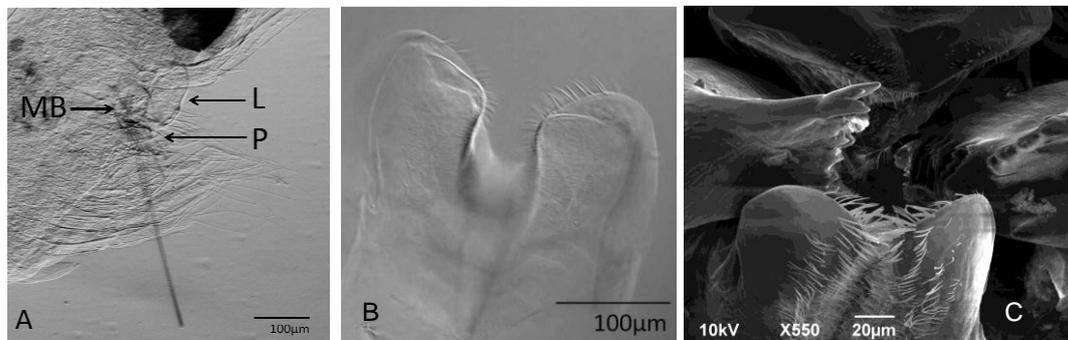


図(2)-2. A : スナモグリのゾエア幼生の第一小顎 (光学顕微鏡写真)。Coxa (c)、basis (b)および endopod (e)の各部位から刺毛が生えている。B : basis および coxa から生えている太くてのこぎり歯状の刺毛。C : 第一小顎の走査型電子顕微鏡写真。



図(2)-3. 束になった羽状目珪藻を、スナモグリのゾエア幼生が摂餌していると解釈できる顕微鏡写真。羽状目珪藻を第一小顎から伸びる刺毛が支えていると思われる。左：低倍率で観察、右：左図の枠の部分を高倍率で観察。

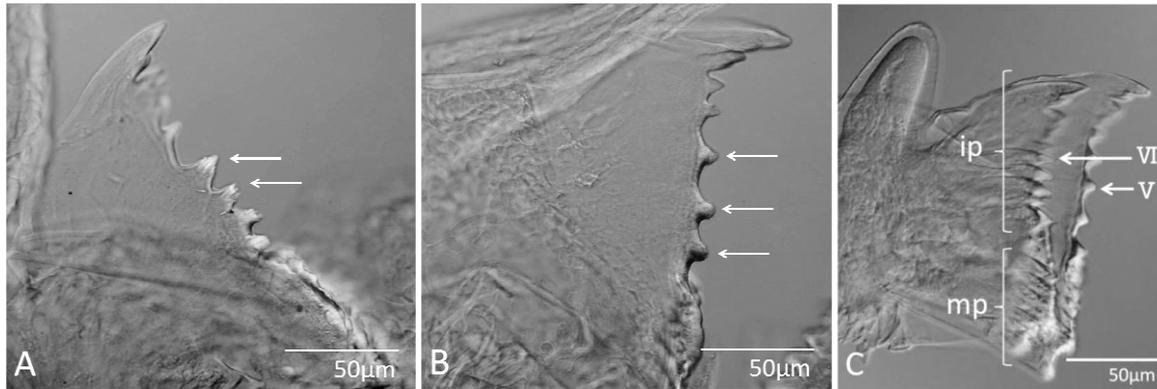
下唇は二股に大きく分かれており、繊毛が無数に生えていた（図(2)-4）。二股の間を通過させるようにして、細長い形状の珪藻（特に、羽状目珪藻）を飲み込んでいる標本が観察できた。このことから、下唇の二股は、餌となる細長い形状のプランクトン（特に、羽状目珪藻）を、口の奥部に誘導する際のガイドとなる可能性が考えられた。



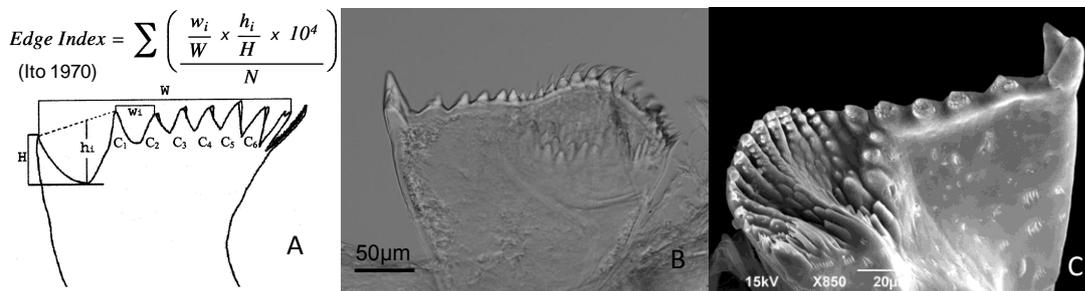
図(2)-4. A: 羽状目珪藻を咥えているハルマンスナモグリゾエア幼生の口部（側面観）。顕微鏡のフォーカスをずらすと、下唇の二股の間に珪藻が挟まれていることが観察できた。B: 下唇の二股の光学顕微鏡写真。C: 下唇や大顎の走査型電子顕微鏡写真。

ゾエア幼生の大顎の門歯は脱皮直後には鋭く、脱皮から時間を経ると摩耗して鈍くなっていた（図(2)-5）。また、皮下にあり脱皮を目前に控えた未使用の（脱皮後のステージで使用される）門歯は鋭く、使用中の門歯は摩耗して鈍くなっていた。ゾエア幼生の脱皮の間隔は3~4日であり、このような短い期間で門歯が摩耗して鈍くなっていたことから、珪藻（ガラス質の被殻を有す）のような硬いプランクトンを定常的に噛んでいる（すなわち、定常的に珪藻を摂餌している）ことが推測された。

浮游性のカイアシ類では、食性を推測する際に大顎の歯の構造に着目し、edge index¹⁾（犬歯の様に深く粗い歯で値が大きくなり、臼歯のように浅く細かい歯で値が小さくなる）を計算して指標とすることがある（図(2)-6）。一般に、 $EI \leq 500$ で草食性、 $500 < EI \leq 900$ で雑食性、 $EI > 900$ で肉食性とされている。このインデックスは、カイアシ類で通常使われるものではあるが、敢えてスナモグリのゾエア幼生に適用すると、ゾエア I 期で 369、また、ゾエア VI 期で 233 となった。スナモグリ幼生の歯の構造は、草食性カイアシ類の歯の構造と似た構造を持つことから、植物プランクトンを摂餌するにあたって都合のよい構造であると考えられる。

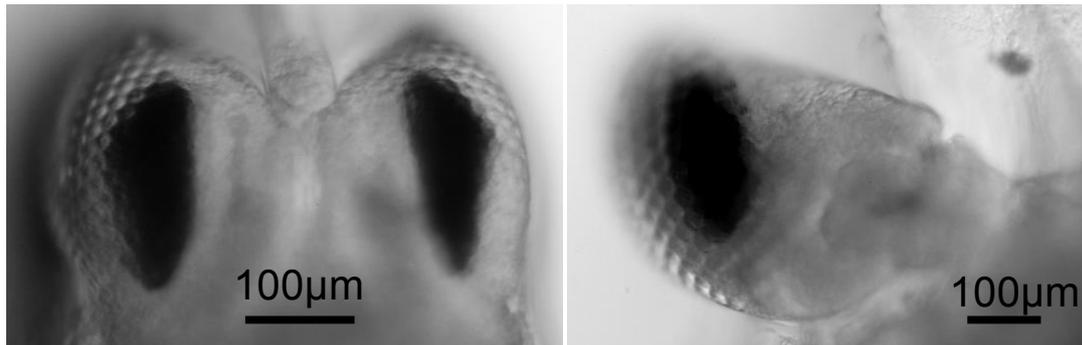


図(2)-5. ハルマンスナモグリゾエア幼生の大顎の歯。A: 脱皮直後の鋭い門歯。B: 脱皮から時間を経て摩耗した鈍い門歯。C: 皮下にある鋭い門歯（ゾエア VI 期）と使用中の鈍い門歯（ゾエア V 期）。



図(2)-6. A: カイアシ類で用いられている edge index¹⁾。B: スナモグリゾエア幼生の大顎の歯（光学顕微鏡写真）。C: スナモグリゾエア幼生の大顎の歯（走査型電子顕微鏡写真）。

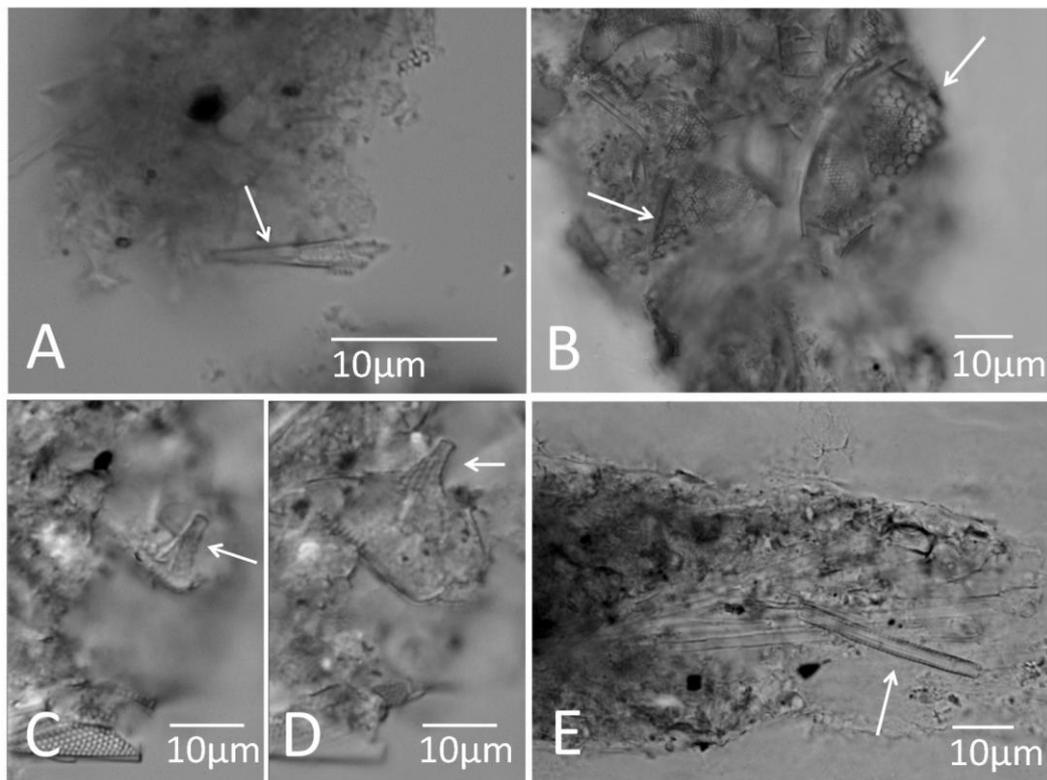
以上の観察から、スナモグリのゾエア幼生は珪藻等の植物プランクトンを摂餌しており、その摂餌に都合のよい形態をしていると推測できる。しかし、ゾエア幼生は発達した複眼（しかも、ゾエア II 期以降は有柄眼）を有し（図(2)-7）、視覚を使用して摂餌をする（肉食性の）様式を併せ持つ可能性は捨てきれない（すなわち、完全に草食性であるということは、現時点では断言できない）。ゾエア幼生の複眼は 220~230 個の六角形の個眼からなり、複眼の長径は 0.3~0.5 mm と全長の約 10% を占める程発達している。目の有効レンズ径を 0.2 mm と仮定し、さらに、レンズ分解能の 10 倍程度の物体を認識可能と仮定した場合、目からの距離が 8 mm 以内であれば、200 μm の大きさの動物プランクトンを認識でき、また、目からの距離が 2 cm 以内であれば、500 μm の大きさの動物プランクトンを認識できると試算された。現場海域には、一般に、200 μm 以上の餌（動物）プランクトンは数十 mL 中に 1 匹程度（また、500 μm 以上の動物プランクトンは数百 mL 中に一匹程度）存在している。このような分布密度で存在している動物プランクトンを、8 mm（あるいは、2 cm）まで見通しのきく視覚で認識することは、それほど困難ではないと思われた（ただし、捕獲できるか否かは、ここでは議論できない）。スナモグリゾエア幼生が、現場海域において、わずかながら動物プランクトンを摂餌している可能性は残されており、この可能性の真偽を解決すべく、今後、新しい調査手法を考え出していくことが必要であると考えられる。



図(2)-7. スナモグリゾエア幼生 I 期の無柄眼 (左) とゾエア幼生 VI 期の有柄眼 (右)

2) 消化管内容物の観察

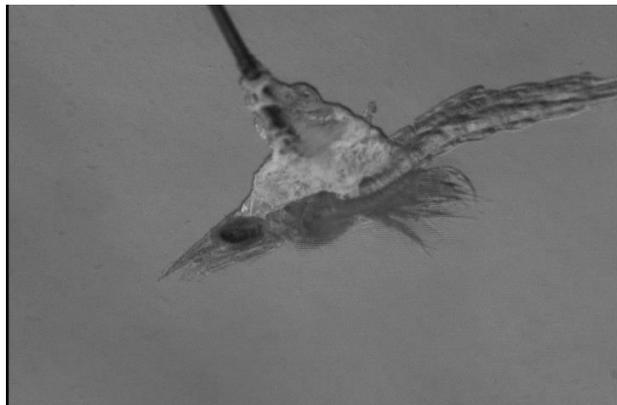
スナモグリ幼生の消化管内で観察された珪藻は多種多様であり、中心目・羽状目の両分類群が観察された (図(2)-8)。中心目珪藻では、コスキノディスクス亜目、リゾソレニア亜目、ビドゥルフィア亜目に属する個体が確認できた。消化管に内容物が存在するゾエア個体のうち、97.5%の個体で珪藻の被殻が確認できたことから、ゾエア幼生は珪藻を恒常的に摂餌していると考えられた。



図(2)-8. スナモグリゾエア幼生の消化管内で観察された珪藻被殻の破片。A: 中心目珪藻リゾソレニア亜目。B: 中心目珪藻コスキノディスクス亜目。C, D: 中心目珪藻ビドゥルフィア亜目。E: 羽状目珪藻。

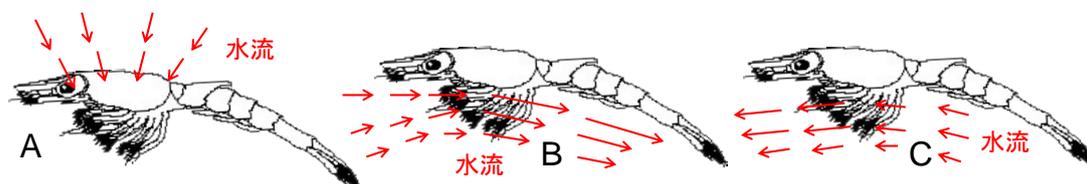
3) 付属肢の動きと水流の把握

スナモグリのゾエア幼生は、瞬間接着剤によって背面を毛髪で固定された後も、次回の脱皮時までは活発に運動していたことから、接着のダメージは極めて少ないと思われた（図(2)-9）。また、赤外線照明下では、可視光照明下で見られたような突発的な行動（目を動かしたり、暴れたりする）は見られなかった。



図(2)-9. 行動観察中のスナモグリゾエア幼生。瞬間接着剤を用いて毛髪をゾエア個体の背面に接着し、顕微鏡の視野から外れないようにしている。赤外線照明下において赤外線に感度を持つ CCD ビデオカメラを用いて観察。

ゾエア幼生個体の周囲に水流がおきている時は、第二顎脚から第五胸脚が激しく動き、ゾエア個体の背面から腹面へ向かう流れは常に観察された（図(2)-10）。腹面側では、個体の前方から後方へ流れる場合と、後方から前方へ流れる場合が観察された。前方から後方へ流れる場合は速度が大きく、游泳肢の直前で $2\sim 3 \text{ mm s}^{-1}$ 、游泳肢の直後で 13 mm s^{-1} の速さであった。



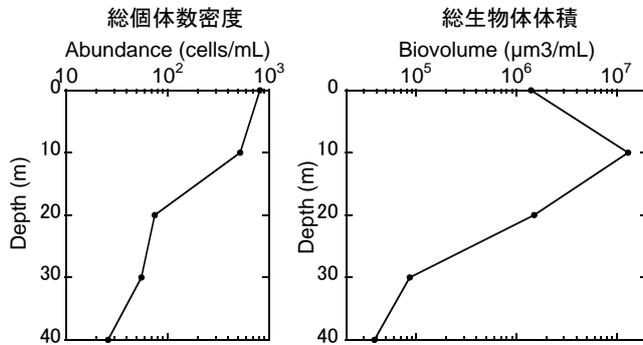
図(2)-10. スナモグリゾエア幼生個体の周囲の水流。A：背面から腹面へ向かう水流。B：腹面側で前方から後方へ向かう水流。C：腹面側で後方から前方へ向かう水流。

ゾエア幼生が水流を起こしている時、第一小顎に第二小顎をこすりつける行動が頻繁に観察され、第二小顎で濾し取った餌を、第一小顎に受け渡している可能性が考えられた。また、口から離れて後方に位置する第二顎脚、第三顎脚、第一胸脚を、時々前方に大きく倒し、口の近傍にもっていく動作が見られた。これらの付属肢は、植物プランクトンを濾過できるほど密生した刺毛を持ってはいないが、餌生物（珪藻）を引っかけることは可能と思われた。もしそうならば、第二顎脚、第三顎脚、第一胸脚は、刺毛でひっかけるようにして集めた餌を、第二小顎へ受け渡している可能性が考えられた。

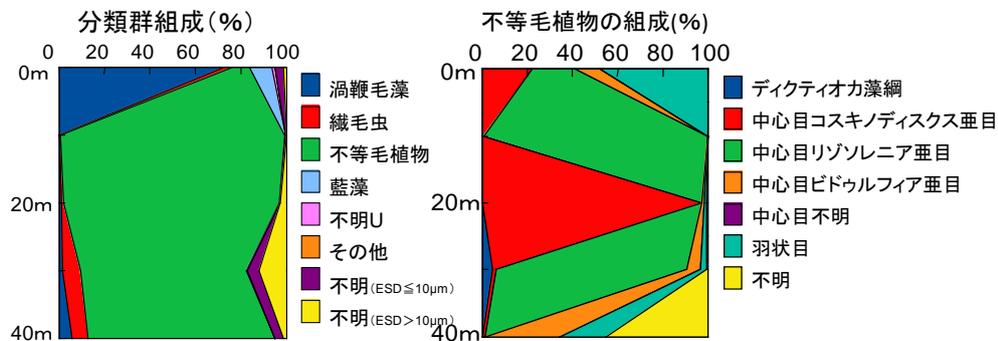
4) 現場海域における餌生物量

2011年6月21日に天草灘 Stn. 46の水柱中に出現した微小プランクトンの総個体数密度は $26\sim 820 \text{ cells mL}^{-1}$ で、総生物体体積は $3.8\times 10^4\sim 1.3\times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ mL}^{-1}$ であった（図(2)-11）。生物体体積

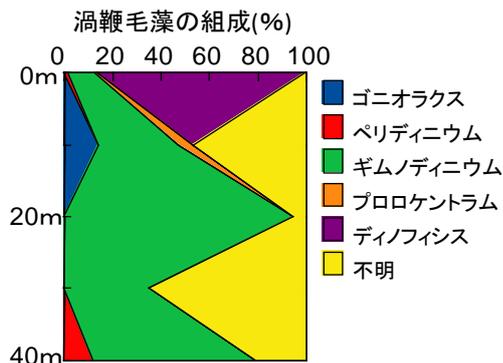
で優占していた分類群は、表層で渦鞭毛藻類（特に、ディノフィシス目）、水深 10 m 以深で不等毛植物門（水深 10~30 m では、特に、中心目珪藻であるコスキノディスクス亜目カリゾソレニア亜目）であった（図(2)-12, 13）。



図(2)-11. 2011年6月21日の天草灘 (Stn. 46) 水柱中における微小プランクトンの総個体数密度 (左) と総生物体体積 (右)

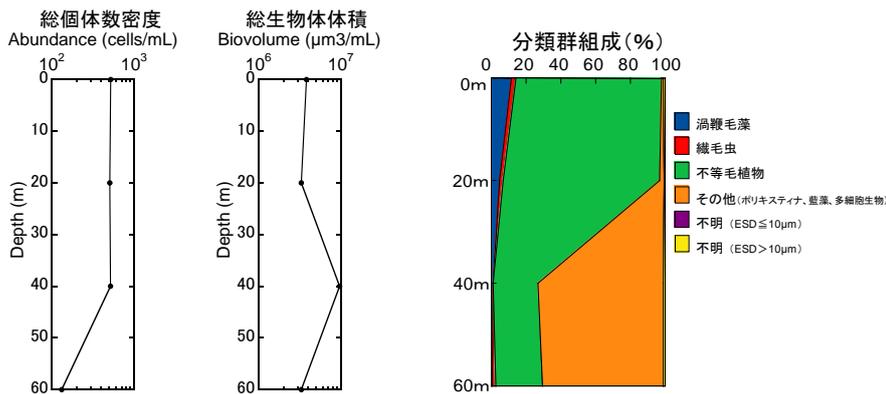


図(2)-12. 2011年6月21日の天草灘 (Stn. 46) 水柱中における微小プランクトン分類群のバイオマスの組成 (左)、および、バイオマスで見た不等毛植物門の分類群組成 (右)

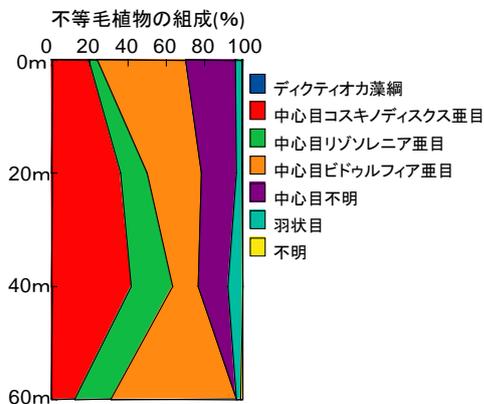


図(2)-13. 2011年6月21日の天草灘 (Stn. 46) 水柱中において、バイオマスで見た渦鞭毛藻類の分類群組成

2011年7月23日に天草灘 Stn. 46の水柱中に出現した微小プランクトンの総個体数密度は $130 \sim 520 \text{ cells mL}^{-1}$ で、総生物体体積は $3.3 \times 10^6 \sim 9.6 \times 10^6 \text{ } \mu\text{m}^3 \text{ mL}^{-1}$ であった（図(2)-14）。生物体体積で優占していた分類群は、水深 20 m 以浅では不等毛植物門（特に、中心目珪藻）、水深 30 m 以深ではその他の分類群（球換算直径 $40 \text{ } \mu\text{m}$ 以上のカイアシ類ノープリウス幼生が多くを占めていた）であった（図(2)-15）。

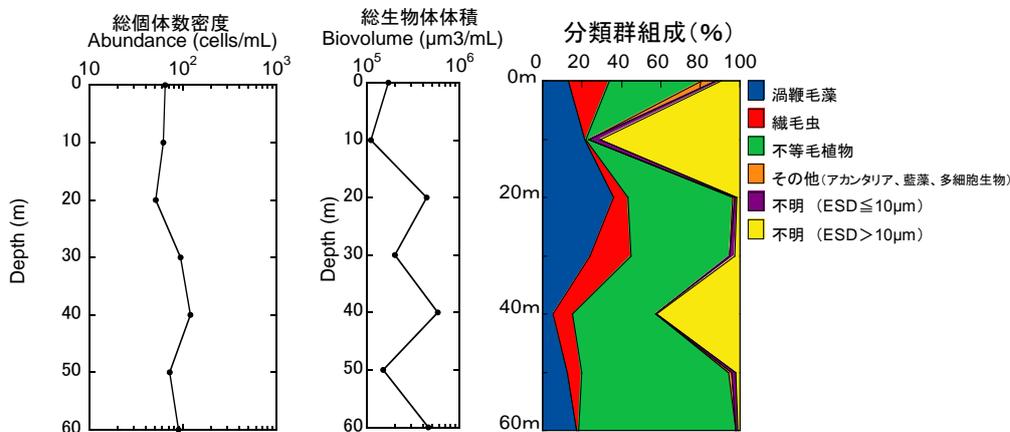


図(2)-14. 2011年7月23日の天草灘 (Stn. 46) 水柱中における微小プランクトンの総個体数密度 (左)、総生物体体積 (中)、および、バイオマスで見た分類群組成 (右)



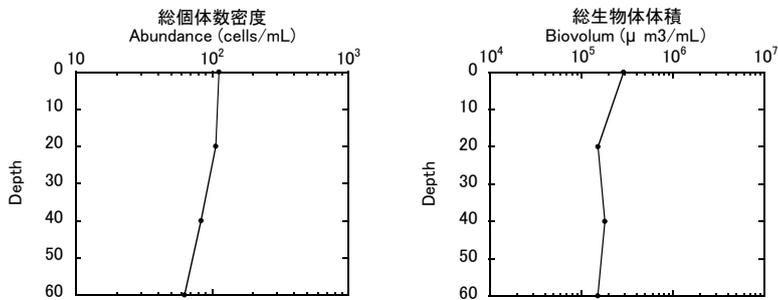
図(2)-15. 2011年7月23日の天草灘 (Stn. 46) 水柱中において、バイオマスで見た不等毛植物門の分類群組成

2011年8月10日に天草灘 Stn. 46 の水柱中に出現した微小プランクトンの総個体数密度は $51 \sim 120 \text{ cells mL}^{-1}$ で、総生物体体積は $1.1 \times 10^5 \sim 5.8 \times 10^5 \mu\text{m}^3 \text{ mL}^{-1}$ であった (図(2)-16)。どちらのプロファイルも、鉛直的な変動は小さかった。生物体体積で優占していた分類群は、渦鞭毛藻 (主にギムノディニウム目)、不等毛植物門 (主に中心目珪藻)、その他 (球換算直径 $> 10 \mu\text{m}$ の分類不明な単細胞生物) であった。

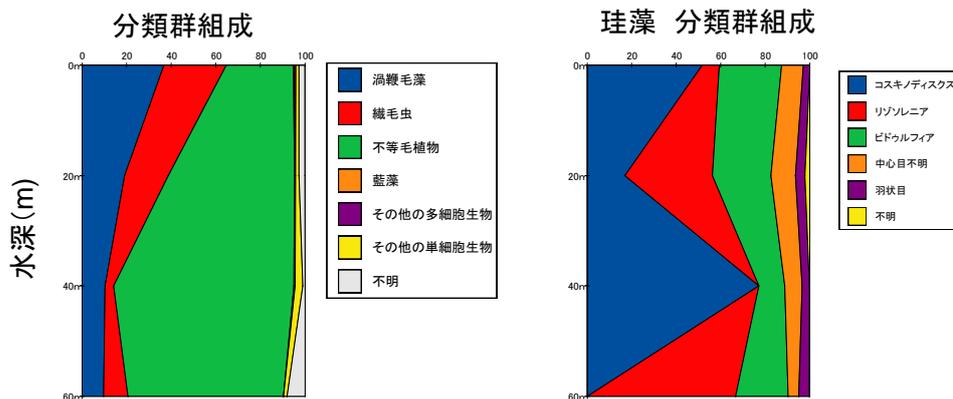


図(2)-16. 2011年8月10日の天草灘 (Stn. 46) 水柱中における微小プランクトンの総個体数密度 (左)、総生物体体積 (中)、および、バイオマスで見た分類群組成 (右)

2012年8月7日に天草灘 Stn. 46 の水深 20~40 m に出現した微小プランクトンの総個体数密度は $62.7\sim 106.2 \text{ cells L}^{-1}$ で、総生物体体積は $0.15\times 10^6\sim 0.18\times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ mL}^{-1}$ であった (図(2)-17)。優占する分類群は不等毛植物門に属する珪藻であり、特に、中心目珪藻のコスキノディスクス亜目やリゾソレニア亜目の割合が大きい傾向が見られた (図(2)-18)。

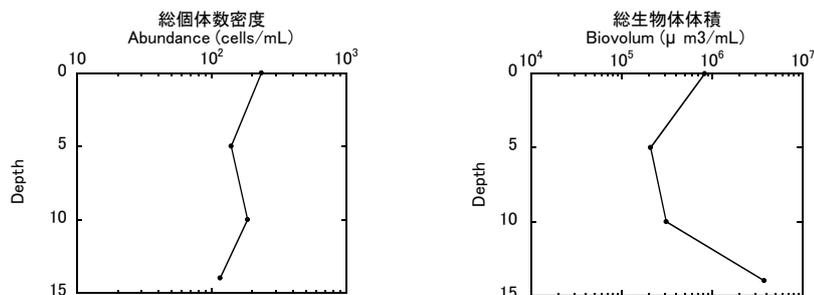


図(2)-17. 2012年8月7日の天草灘 (Stn. 46) 水柱中における微小プランクトンの総個体数密度 (左) と総生物体体積 (右)

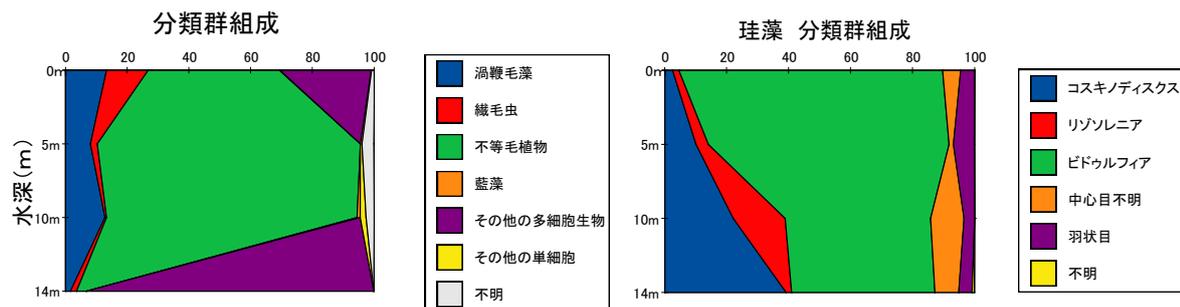


図(2)-18. 2012年8月7日の天草灘 (Stn. 46) 水柱中における、バイオマスで見た微小プランクトンの分類群組成 (左) と珪藻 (不等毛植物) の分類群組成 (右)

2012年8月9日に富岡干潟すぐ沖 Stn. 31 (海底水深が 17 m) の水深 0~14 m に出現した微小プランクトンの総個体数密度は $115.4\sim 234.0 \text{ cells L}^{-1}$ で、総生物体体積は $0.21\times 10^6\sim 3.7\times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ mL}^{-1}$ であった (図(2)-19)。優占する分類群は不等毛植物の珪藻であり、特に、中心目珪藻のビドゥルフィア亜目やコスキノディスクス亜目の割合が大きい傾向が見られた (図(2)-20)。



図(2)-19. 2012年8月9日の天草灘 (Stn. 31) 水柱中における微小プランクトンの総個体数密度 (左) と総生物体体積 (右)



図(2)-20. 2012年8月9日の天草灘 (Stn. 31) 水柱中における、バイオマスで見た微小プランクトンの分類群組成 (左) と珪藻 (不等毛植物) の分類群組成 (右)

5) 餌生物が十分であるか否かの考察

餌候補となる微小プランクトンの現存量が、スナモグリゾエア幼生の餌要求量を満たすか否かの考察を、様々な試算を通して行った (表(2)-1)。ゾエア幼生の個体体積をその近似図形から計算すると、体長 2 mm のゾエア I 期では $1.1 \times 10^8 \mu\text{m}^3$ 、体長 4 mm のゾエア VI 期では $8.8 \times 10^8 \mu\text{m}^3$ となった。ゾエア I 期から VI 期までの期間は 24 日間なので、この期間の体積増加率 (r) は、 $[\log_e (8.8 \times 10^8) - \log_e (1.1 \times 10^8)] / 24 = 0.088 \text{ day}^{-1}$ となる。そして、ゾエア個体の一日当たりの増加量は、個体体積に増加率を掛け合わせることで算出できるので、ゾエア I 期では $1.1 \times 10^8 \mu\text{m}^3 \times 0.0088 \text{ day}^{-1} = 9.7 \times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ day}^{-1}$ 、ゾエア VI 期では $8.8 \times 10^8 \mu\text{m}^3 \times 0.0088 \text{ day}^{-1} = 7.7 \times 10^7 \mu\text{m}^3 \text{ day}^{-1}$ となる。

動物プランクトンの一般的な総成長効率 (30%) であるので²⁾、ゾエア幼生 1 個体の 1 日当たりの餌要求量は、ゾエア I 期では $9.7 \times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ day}^{-1} \div 0.3 = 3.2 \times 10^7 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、ゾエア VI 期では $7.7 \times 10^7 \mu\text{m}^3 \text{ day}^{-1} \div 0.3 = 2.6 \times 10^8 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ となる。

ゾエア幼生 V~VI 期では、付属肢を通過する水流の速度が 13 mm s^{-1} 、付属肢を最大限利用した時の濾過断面積を測定すると 0.73 mm^2 であった。この速度と断面積から、ゾエア幼生 1 個体が 1 日当たりに濾過する水量は $820 \text{ mL indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ と計算できる。この濾過能力と、餌生物となりうる現場のプランクトン現存量を用いて、ゾエア幼生 V~VI 期の餌の収集能を計算すると、2011 年 6 月 21 日では $3.1 \times 10^7 \sim 1.3 \times 10^9 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、7 月 23 日では $2.7 \times 10^9 \sim 7.9 \times 10^9 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、8 月 10 日では $1.6 \times 10^8 \sim 4.8 \times 10^8 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、2012 年 8 月 7 日では $1.2 \times 10^8 \sim 1.5 \times 10^8 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、8 月 9 日では $1.7 \times 10^8 \sim 3.0 \times 10^9 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ となった。

スナモグリゾエア幼生 VI 期の餌要求量は $2.6 \times 10^8 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ であり、この値は、ゾエア幼生 VI 期の餌収集能 ($3.1 \times 10^7 \sim 7.9 \times 10^9 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$) よりも大きい場合が多々あった。このことから、現場海域に生息するゾエア幼生は、かなりの頻度で餌不足にさらされている可能性があることが明らかとなった。

表(2)-1. 微小プランクトンの現存量、ゾエア幼生の餌収集能、および、餌収集能と餌要求量の量的な関係。ゾエア幼生の餌収集能は、微小プランクトン現存量に濾過水量 ($820 \text{ mL indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$) を乗じた値。ゾエア幼生 VI 期の餌要求量は、 $2.6 \times 10^8 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$ (ゾエア幼生の個体体積増加率と、総成長効率 = 30% を使用して算出)。

調査日	微小プランクトン (20~40m深)		ゾエア幼生の餌収集能 ($\times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ indiv.}^{-1} \text{ day}^{-1}$)	餌収集能 > 餌要求量 を満たすか?
	現存量 ($\times 10^6 \mu\text{m}^3 \text{ mL}^{-1}$)	優占分類群		
2011年 6月21日	0.038 - 1.6	珪藻類	31 - 1300	× - ○
7月23日	3.3 - 9.6	珪藻類・カイアシ類 ノープリウス幼生	2700 - 7900	◎ - ◎
8月10日	0.20 - 0.58	珪藻類	160 - 480	× - ○
2012年 8月7日	0.15 - 0.18	珪藻類	120 - 150	× - ×
8月9日沿岸	0.21 - 3.7	珪藻類	170 - 3000	× - ◎

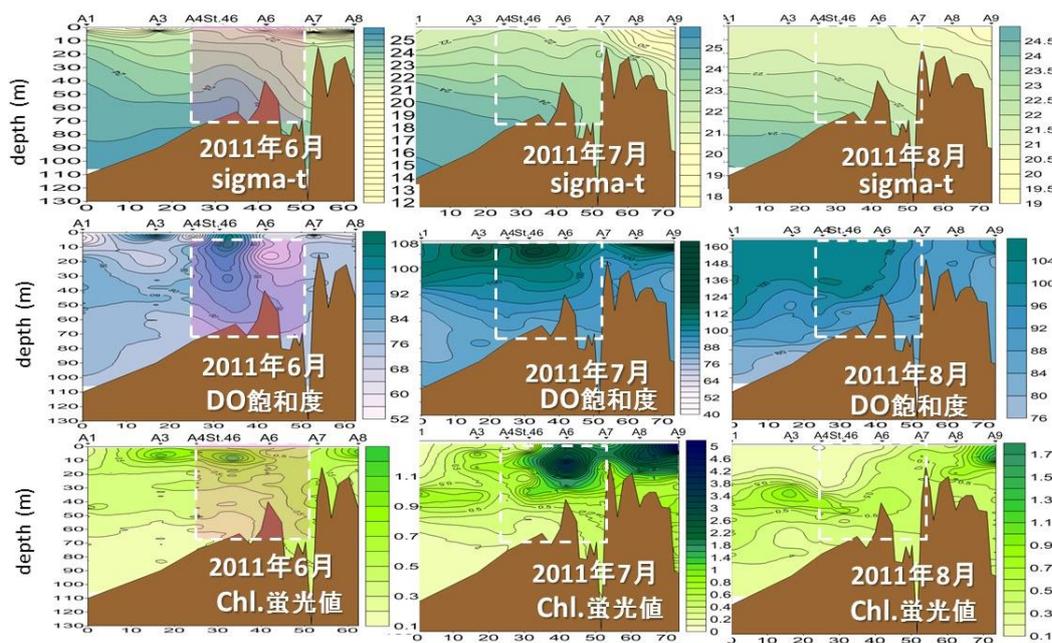
◎: 余裕を持って満たす (一桁以上余裕)、○: 満たす、×: 満たさない

(3) 梅澤 有

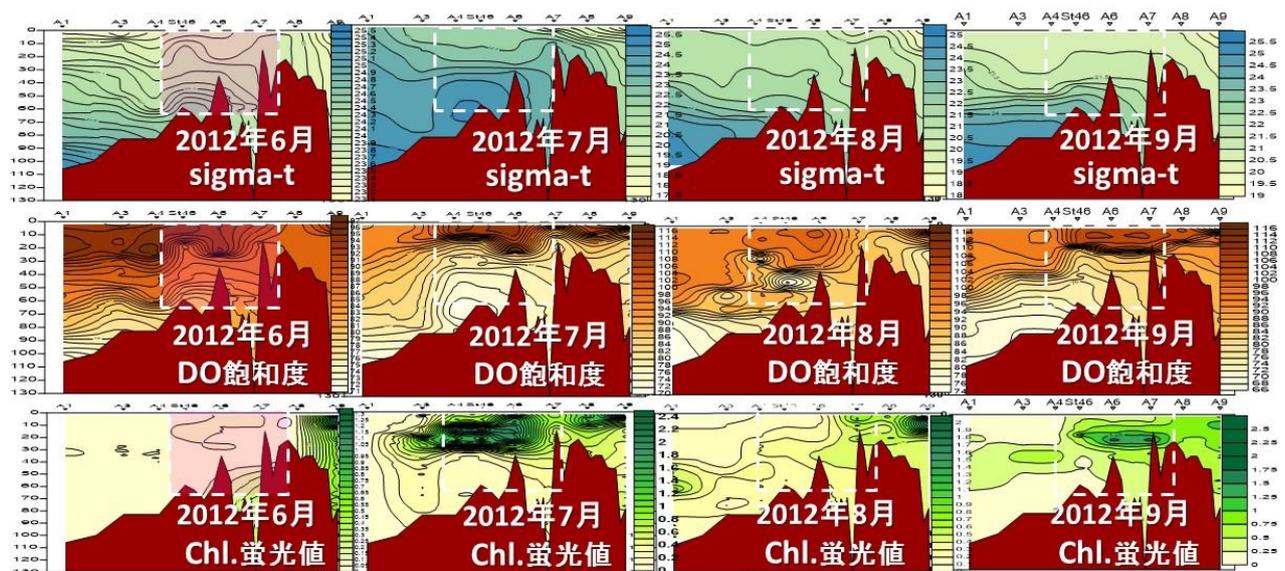
1) 栄養塩供給環境の把握

a. 海域の物理構造と栄養塩分布

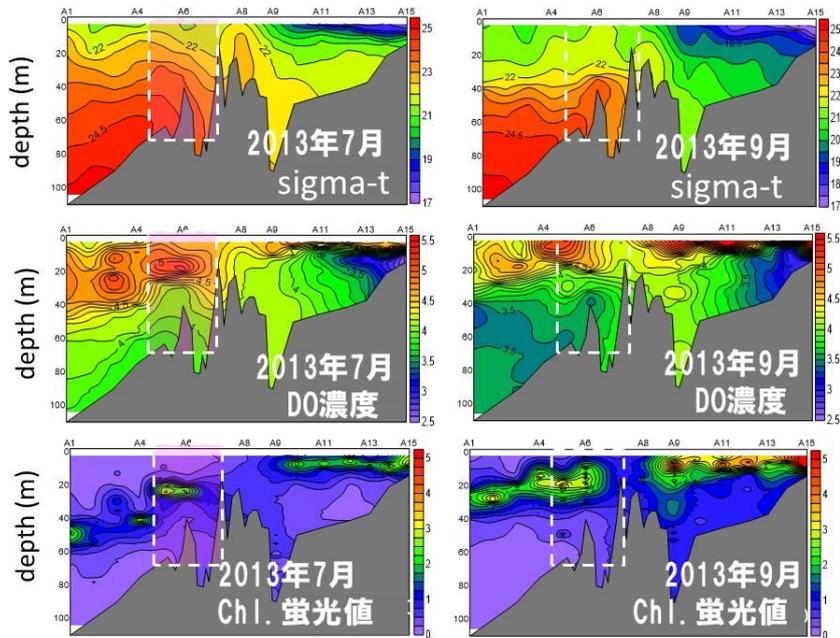
本研究の2011年～2013年に行われたCTDによる現場の物理環境（水温・塩分・ σ_t ・溶存酸素・クロロフィル蛍光）のうち、 σ_t （水温・塩分により決まる密度）・溶存酸素・クロロフィル蛍光について、図(3)-1, 2, 3に示した。スナモグリの子エラ幼生が主に生育していると思われる海域は、白色の破線で囲んでいる。



図(3)-1. 2011年の各調査時の調査海域の物理構造



図(3)-2. 2012年の各調査時の調査海域の物理構造

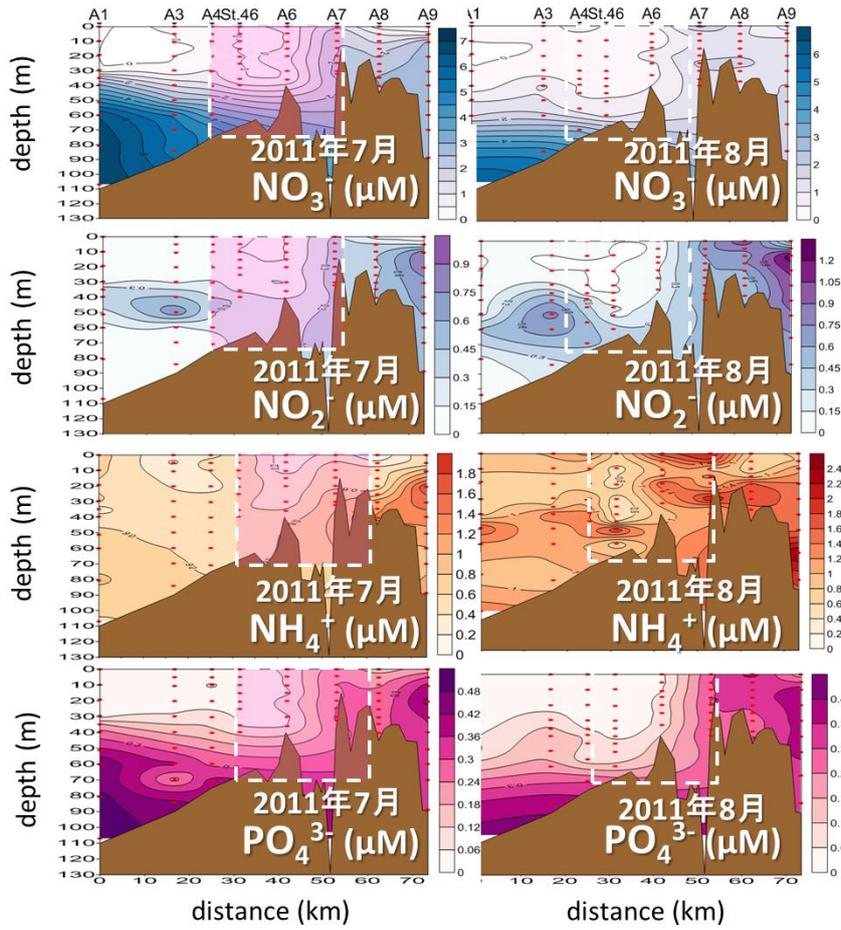


図(3)-3. 2013年の各調査時の調査海域の物理構造

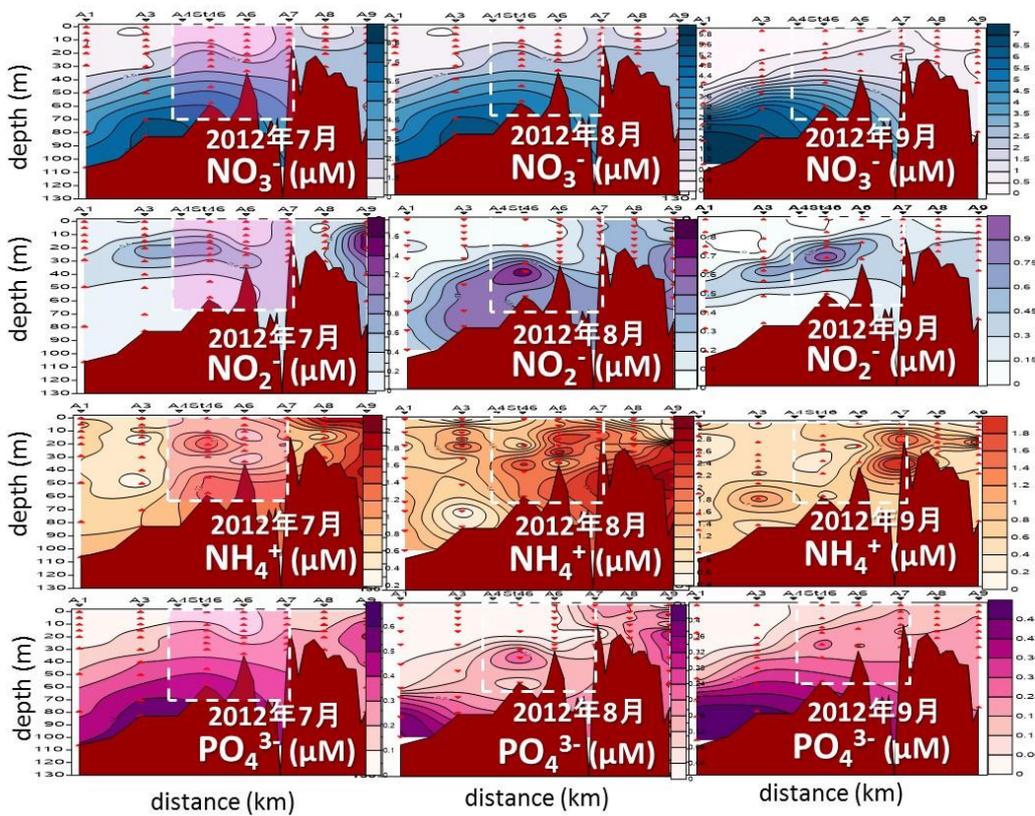
2008年の対象海域の物理構造¹⁾や、本調査期間中の物理構造を比べると、降水による表層の特異的な塩分の低下を除けば大きく異なる点はなく、本調査が行われた夏季の海洋構造はこの時期を代表するものであったと考えられる。6月、7月の降雨による表層塩分の低下に伴う低密度の水塊が共通して観測されるほか、低温で高塩分である高密度の沖側底層水の張り出しも、例年6月から7月にかけて大きく見られるのに対して、8月には沖側に留まる傾向が見られた。底層水の張り出しについて季節的なものであるのか、タイミングによるものなのかは明らかではないが、本州南岸の伊勢湾や大阪湾では、黒潮の蛇行経路に応じて、湾内に貫入してくる沖側底層水の強度が変わってることが報告されている^{2,3)}と同様に、集中観測地点であるStn. 46 (3. 研究開発方法、図(3)-1) 付近は、底層水の張り出し具合によっては、水温や栄養塩環境が大きく時間変化する海域であることが示唆された。

各月の水温の値をゾエア幼生の生育環境という観点からみた場合、表層は22-28℃と高く、変化の幅が大きかったが、成層を形成しているためゾエア幼生の生息水深 (20-60 m) の水温は、ほぼ20-22℃に保たれていた。スナモグリ幼生の放出期間は6~10月であり、最適生育水温が20~22℃である[4. 結果及び考察:(1)、2]ことを考えると、生息水深である20~60 mにおいて6、7月は20~22℃の水温であることが多く、8、9月は、22~26℃と少し理想の水温より高くなっているが、成層の形成は少なくともスナモグリの産卵時期である6月下旬から10月上旬まで続いており、この海域がスナモグリ幼生の生育に適していることが分かった。

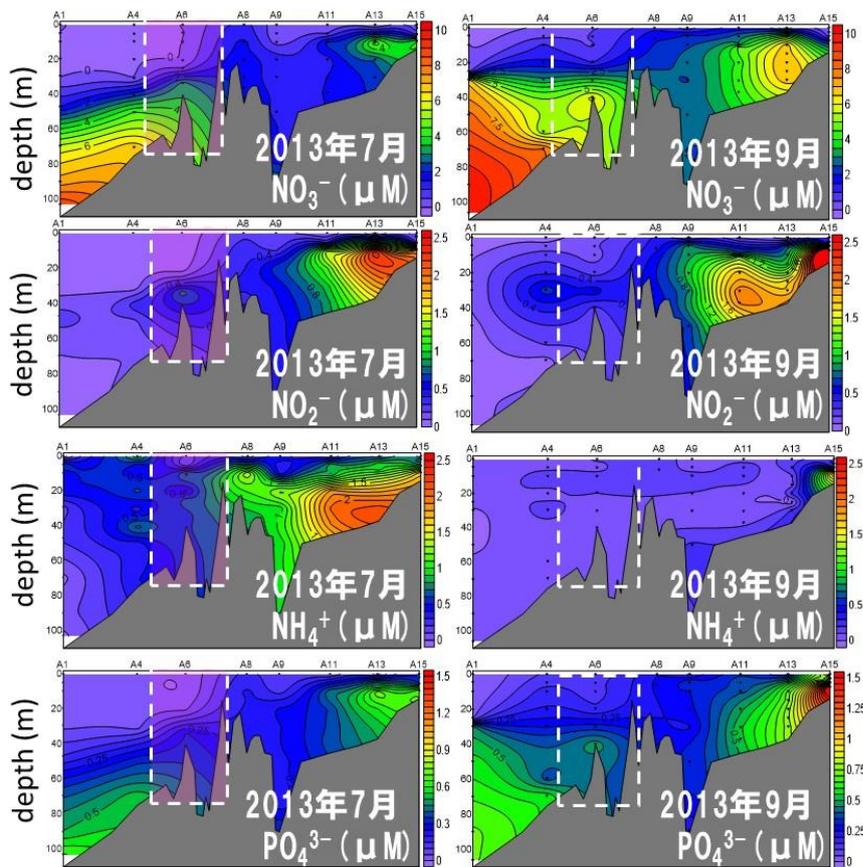
栄養塩についても同様に、2011年~2013年のどの調査時期においても、東シナ海から橘湾中央部にかけての夏期の表層では、降雨による一時的な表層での硝酸塩の高まりを除いて、栄養塩は植物プランクトンの取り込みにより著しく枯渇していた (図(3)-4, 5, 6)。橘湾湾口部の底層と有明海湾口部の早崎瀬戸で比較的に高濃度の栄養塩が見られるが、前者に関しては、天草灘底層水の影響で硝酸やリン酸が外洋側 (A1) の底層で高くなっており、底層水の張り出しと連動して浅海域にも栄養塩が運ばれていることが分かる。



図(3)-4. 2011年の各調査時の調査海域の栄養塩構造



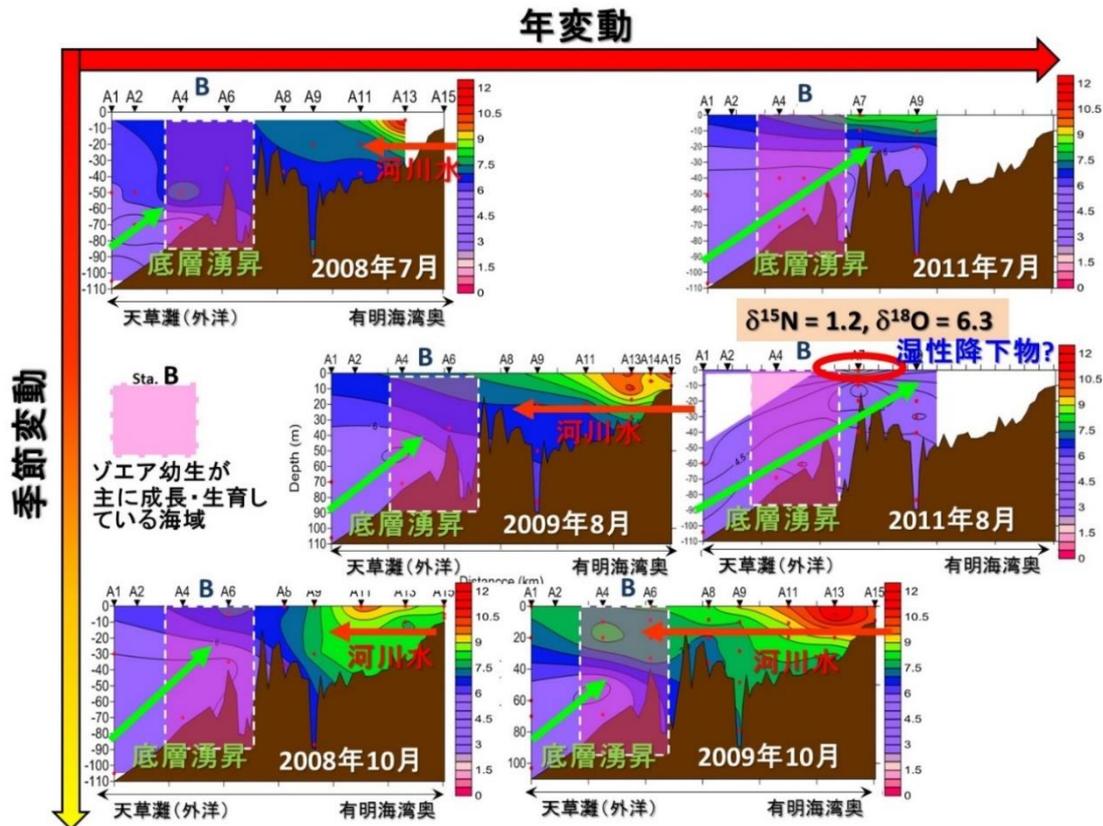
図(3)-5. 2012年の各調査時の調査海域の栄養塩構造



図(3)-6. 2013年の各調査時の調査海域の栄養塩構造

一方で、2012年の9月を除いて他の時期では、栄養塩が島原湾（A9）の表層から底層にかけて高くなっていた。湾奥までの調査を行った2013年の鉛直プロファイルからも明らかなように、有明海湾奥部に分布する栄養塩は河川由来と堆積物からの溶出が主であり、降水量の変化に伴う河川流入量の変化や、底層水温の変化に伴って、その量は変動するものの、下げ潮時にはゾエア幼生の生育海域の表層～亜表層にも供給されることが示唆される。本調査期間の2011年と、それ以前の調査で得られた栄養塩（ $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ ）の $\delta^{15}\text{N}$ 値を用いた窒素源解析によると、2011年の7月の表層には有明海湾奥部に特徴的な高い $\delta^{15}\text{N}$ 値が見られたが、8月には1.2‰ほどの低い $\delta^{15}\text{N}$ 値が見られた（図(3)-7）。この低い $\delta^{15}\text{N}$ 値は、雨水に含まれる硝酸態窒素の寄与か、栄養塩が枯渇した夏場の表層で、大気窒素固定によって増加するシアノバクテリア等の微細藻類で始まる食物網の代謝過程で生じる無機態窒素の影響と考えられる。橘湾湾口部底層に分布する硝酸の $\delta^{15}\text{N}$ 値は5-6‰となっているが、東シナ海の東部に位置する沖縄トラフの深層600~800mでは、5~6‰の $\delta^{15}\text{N}$ を持つ硝酸が存在している⁴⁾ことから、東シナ海東部の底層からの湧昇起源であることが示唆される。

降雨の多かった2011年6月、7月にはStn. 46の表層付近に、大気降水由来の栄養塩の供給を受けたクロロフィル極大が存在し、いっぽうで、表層～亜表層の栄養塩が枯渇しクロロフィル極大が存在しない時期（2011年8月、2012年7月・8月、2013年7月）には、有光層が下層まで到達していたためか、水深40 m付近に底層水由来の栄養塩の供給を受けたクロロフィル極大が存在していた。それ以外の期間では有明海内部水に含まれる栄養塩の影響を受ける島原湾に近い海域に高濃度のクロロフィル極大が存在しており、その直下には、アンモニアや亜硝酸の極大層が見られ、ゾエア幼生や動物プランクトンなどの従属生物の多い層と重なっていた。溶存酸素の減少も伴っ

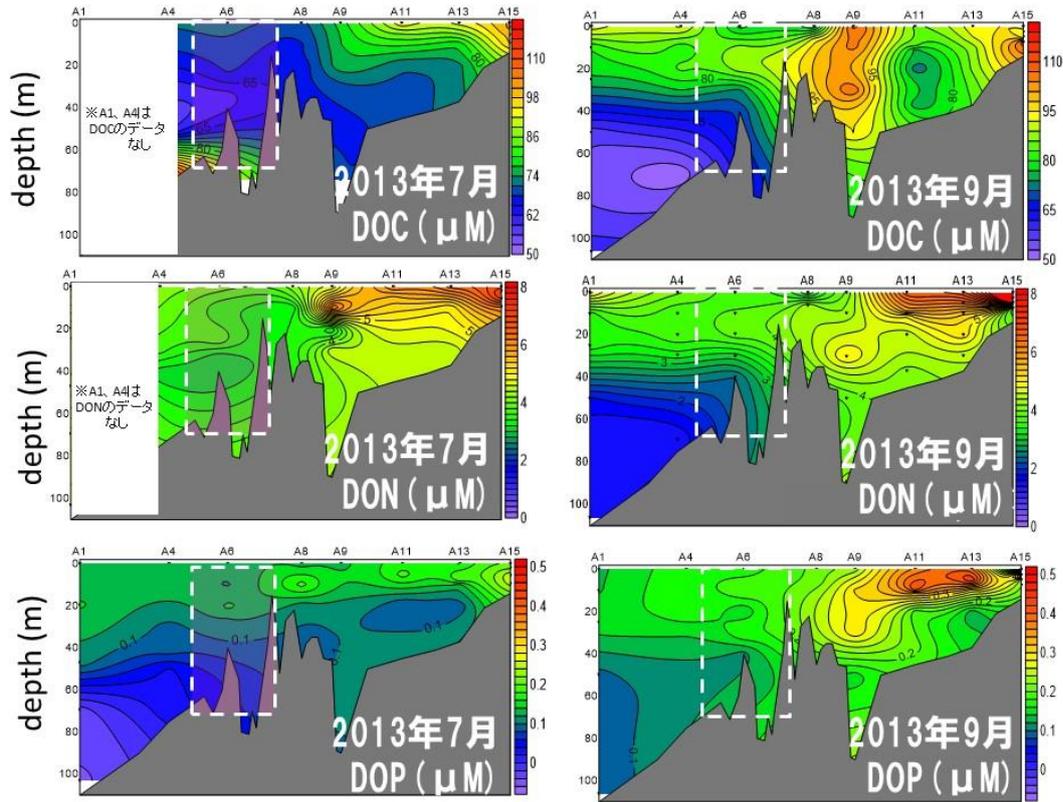


図(3)-7. 各季節の調査海域の硝酸の窒素安定同位体比分布

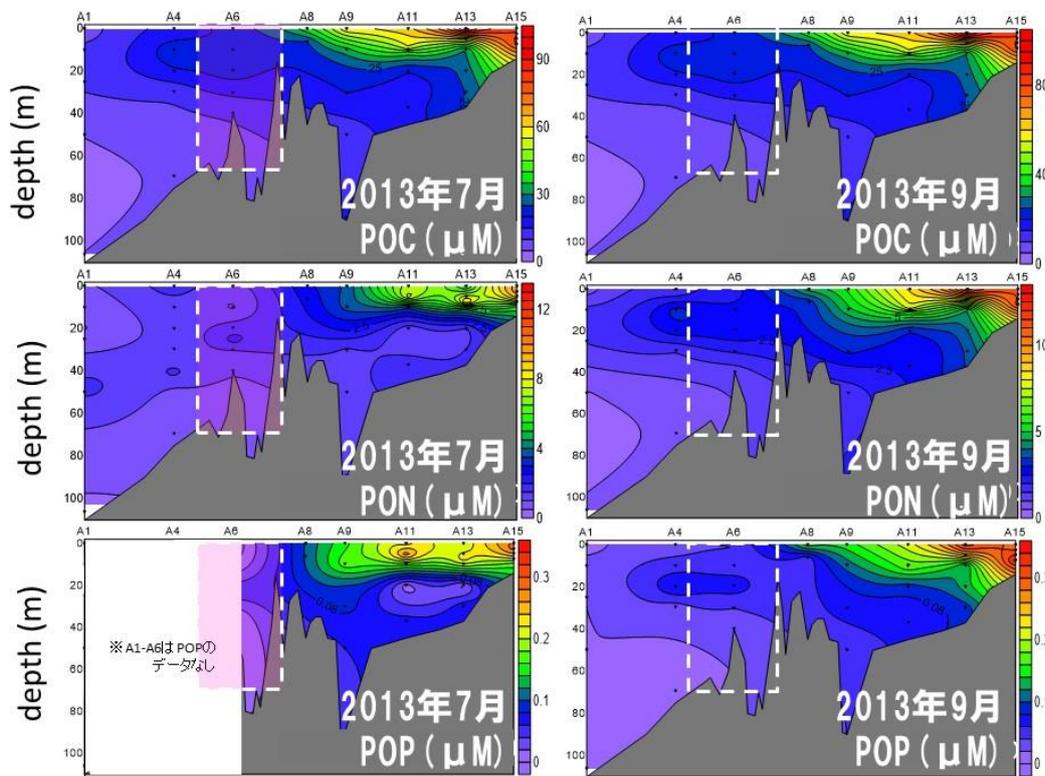
ていたことから、1) 植物プランクトンを含む新鮮な有機物が細菌により分解されて無機化されていること、2) 動物プランクトンによる sloppy feeding によって溶存態有機物や溶存態無機物が植物プランクトンの体外から放出され、放出された溶存態有機物が細菌によって分解されること、3) 動物プランクトンの代謝によってアンモニアが排出され、酸素が多く存在する条件下でアンモニアが硝化されること（さらに、アンモニアが硝化を受けて硝酸に変化する過程で、中間物質としての亜硝酸の濃度が高まった）、などが推察された。有光層の植物プランクトン極大層中ではアンモニアの増加が見られず、再生産されたアンモニアが速やかに一次生産に利用されていることも示唆された。

b. 海域の溶存・懸濁態有機物分布

図(3)-8に、2013年の7月、8月に天草灘から湾奥部にかけての、溶存有機態炭素・窒素・リン (DOC・DON・DOP) 濃度、また、図(3)-9に、懸濁有機態炭素・窒素・リン (POC・PON・POP) 濃度の分布を示した。懸濁態有機物は特に、河川水の広がりと同調するように、有明海の湾奥部の比較的狭い範囲の表層に高い濃度で存在するのに対して、溶存態有機物は、同様に河口部表層で高濃度になるだけでなく、湾口部の表層にかけても比較的高い濃度で存在していた。そのため、有明海の湾中央部から天草灘にかけての表層では、DINやDIPよりもDONやDOPの濃度が高い現象がみられた。



図(3)-8. 2013年の調査海域の溶存態有機炭素・窒素・リン分布

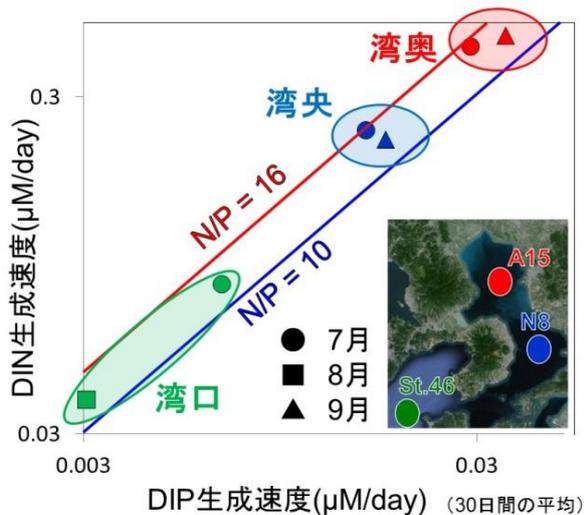


図(3)-9. 2013年の調査海域の懸濁態有機炭素・窒素・リン分布

c. 懸濁態有機物と溶存態有機物からの栄養塩生成速度

懸濁態有機物と溶存態有機物の分解実験の結果（図(3)-10）、湾奥部では、有機態からのDIN、DIPの生成量が、それぞれ0.35～0.45 $\mu\text{M-N/day}$ 、0.02～0.03 $\mu\text{M-P/day}$ 、湾中央部では、0.19～0.21 $\mu\text{M-N/day}$ 、0.014～0.015 $\mu\text{M-P/day}$ 、湾口部では、0.05～0.10 $\mu\text{M-N/day}$ 、0.005～0.01 $\mu\text{M-P/day}$ と見積もられ、有機物濃度の高い湾奥部から、有機物濃度の低い湾口部にかけて、再生栄養塩量も減少している様子がみられた。さらに、その減少が、トータルの有機物濃度の減少を上回ったことは、河川由来の栄養塩を利用して増殖した植物プランクトン由来等による易分解性の有機物が湾奥部に多く分布しており、再生栄養塩に寄与していたことを示唆している。

ここで、有明海湾奥部の一次生産量⁵⁾を維持するのに必要な窒素・リンの要求量を、レッドフィールド比をベースとして、C:N:P = 106:16:1で計算すると、窒素については6.28～22.0 $\mu\text{mol-N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ 、リンについては0.39～1.38 $\mu\text{mol-P L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ と求められた。本研究で求められた、全有機物（懸濁態有機物と溶存態有機物）からの溶存無機態の窒素、リンの生成量（要求量に対する寄与）は、1.82 $\mu\text{mol-N L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ （8.3～29.0%）、0.17 $\mu\text{mol-P L}^{-1} \text{ day}^{-1}$ （12.3～43.5%）となっており、有機物が栄養塩循環、および、一次生産に大きく寄与している可能性が示された。この見積もりは、湾奥部における見積もりであり、天草灘では一次生産量の見積もりがないため定量的な評価はできないが、クロロフィル量の積算値ベースで一次生産量を見積もると、再生栄養塩の寄与は、やはり同様に、10～50%の寄与をもつことが示されている。



図(3)-10. 有明海の各海域におけるDINとDIPの再生生成量

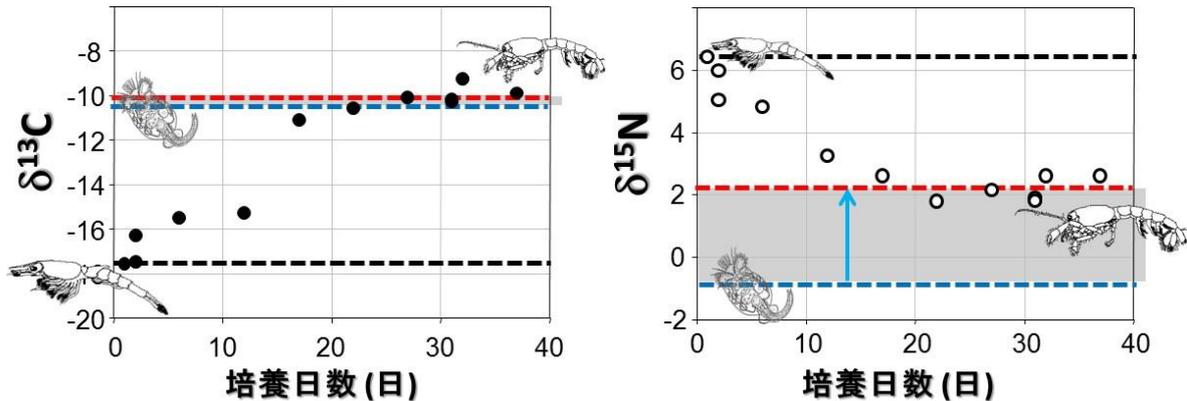
以上のように、有明海湾口部近くの砂質干潟に生息するスナモグリのゾエア幼生が生育する天草灘海域に供給される栄養塩は、有明海湾奥に流れ込む河川水や堆積物からの溶出によって供給された栄養塩によって形成される有明海水、降水、大気窒素固定、湧昇によって供給される深層水、有機物から再生する栄養塩といった複数の供給源があることがわかった。このことから、外洋の海流の流軸や強度の変化によって深層水の供給量が変化したり、全球的な大気場の変化によって降水量が変動したりしても、栄養塩が枯渇せずに、安定した供給がなされる海域であることが推測された。

2) スナモグリゾエア幼生の食物網の把握

a. 動物・植物プランクトン捕食時の濃縮係数の算出

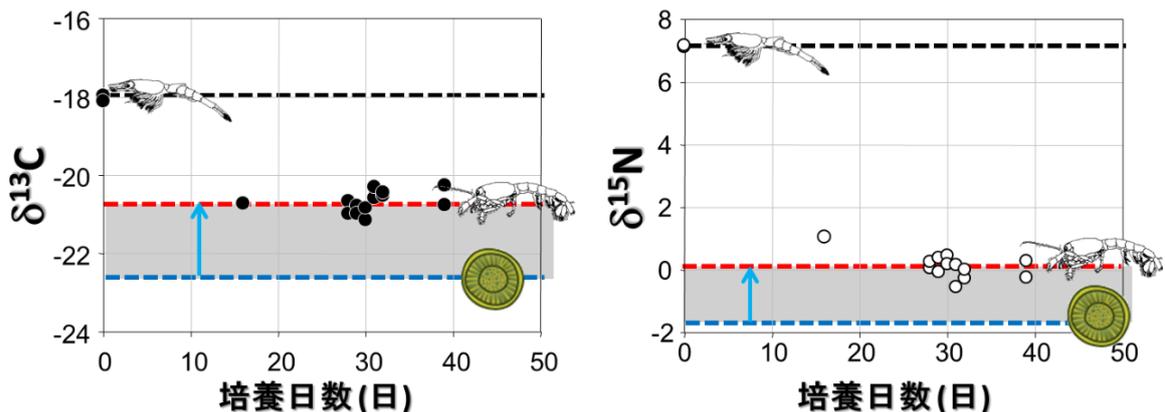
平均的には動物は餌より $\delta^{15}\text{N}$ が3.4‰高くなること⁶⁾で栄養段階が一つ上がると解釈することができるが、捕食者と餌との間の $\delta^{15}\text{N}$ 値には1.3~5.3‰の変動幅が報告されている⁶⁾ように、 $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮係数は捕食者と被食者の種類や餌のCN比などによって、値にかなりの幅が生じる⁷⁾。そこで、スナモグリのゾエア幼生を動物プランクトン、もしくは、植物プランクトンのみで生育した時の、体内の同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$ ・ $\delta^{15}\text{N}$) の時系列変動について、図(3)-11と図(3)-12にそれぞれ示した。

まず、ハルマンスナモグリの抱卵個体を干潟から採取して、水温20~22℃に保った実験水槽にて飼育し、ゾエア幼生個体 ($\delta^{13}\text{C}=-17.6\pm 0.1\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}=6.4\pm 0.02\text{‰}$: n=3) を得た。



図(3)-11. ワムシ餌のゾエア幼生がデカポディッド幼生になるまでの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の変動

その後、餌として、ワムシ (*Brachionus plicatilis* sp.: $\delta^{13}\text{C}=-10.6\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}=-1.0\text{‰}$) を加えて40日間飼育を続けて、2~22日目でII~V期のゾエア幼生を、また28日~40日目にかけて、デカポディッド幼生 ($\delta^{13}\text{C}=-10.1\pm 0.3\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}=2.2\pm 0.3\text{‰}$: n=15) が採取された。安定同位体比分析の結果、ゾエア幼生が動物プランクトンのみを捕食した場合の、炭素・窒素安定同位体比の濃縮係数は、 $\Delta\delta^{13}\text{C}=1.9\text{‰}$ 、 $\Delta\delta^{15}\text{N}=1.7\text{‰}$ と見積もられた。

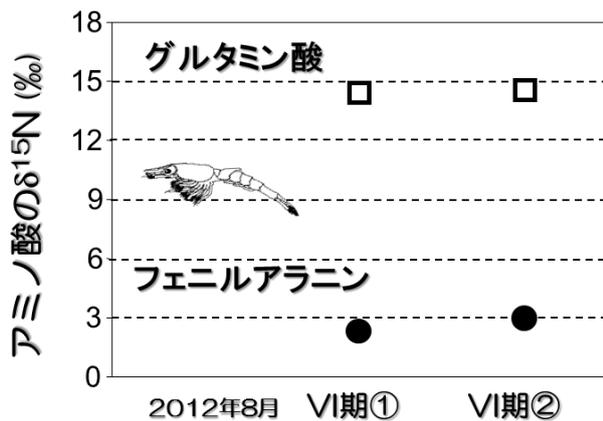


図(3)-12. 珪藻餌のゾエア幼生がデカポディッド幼生になるまでの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の変動

同様に、スナモグリの抱卵個体を干潟から採取して、水温20~22℃に保った実験水槽にて飼育し、ゾエア幼生個体 ($\delta^{13}\text{C}=-18.1\pm 0.1\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}=7.1\pm 0.02\text{‰}$: n=3) を得た。その後、餌として、珪藻 (*Chaetoceros gracilis*: $\delta^{13}\text{C}=-22.6\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N}=-1.7\text{‰}$) を加えて40日間飼育を続けて、17日目

V期のゾエア幼生を、また28日～40日目にかけて、デカポディッド幼生 ($\delta^{13}\text{C} = -20.7 \pm 0.3\text{‰}$ 、 $\delta^{15}\text{N} = 0.0 \pm 0.3\text{‰}$; $n=15$) を採取した。安定同位体比分析の結果、ゾエア幼生が植物プランクトンのみを捕食した場合の、炭素・窒素安定同位体比の濃縮係数は、 $\Delta \delta^{13}\text{C} = 1.9\text{‰}$ 、 $\Delta \delta^{15}\text{N} = 1.7\text{‰}$ と見積もられた。この値は、同様にゾエア幼生を、ワムシのみを餌にして飼育培養した場合の濃縮係数 ($\Delta \delta^{13}\text{C} = 0.5\text{‰}$ 、 $\Delta \delta^{15}\text{N} = 3.2\text{‰}$) とは大きく異なっており、現場での食物連鎖について同位体比から解釈する場合には、餌の種類に応じて濃縮係数を使い分ける必要があることが示された。

b. ゾエア幼生のアミノ酸窒素安定同位体比

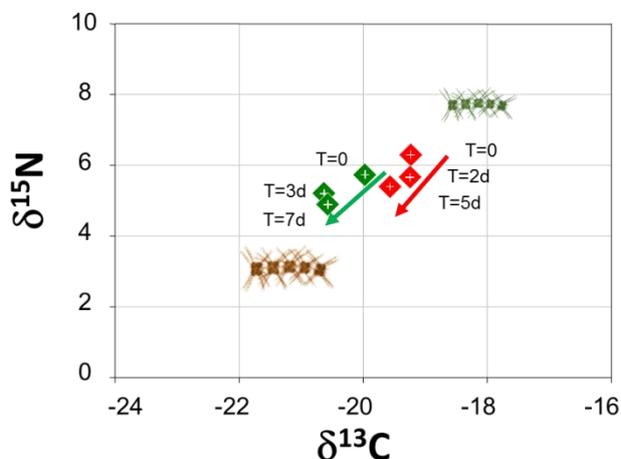


図(3)-13. VI期ゾエア幼生の各アミノ酸の $\delta^{15}\text{N}$ 値

捕食者のアミノ酸の窒素同位体比は餌に対して、フェニルアラニン (Phe) で約0.4‰、グルタミン酸 (Glu) で約8.0‰高くなることが分かってきた⁸⁾。生物に含まれる両者のアミノ酸の $\delta^{15}\text{N}$ 値を測定すると、下記の式① (水棲生物の場合) に基づいて、その生物の栄養段階や一次生産者の $\delta^{15}\text{N}$ 値を推定することができる⁸⁾。

$$TL_{\text{Glu/Phe}} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{Glu}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{Phe}} - 3.4) / 7.6 + 1 \quad \dots \dots \textcircled{1}$$

2012年8月に、天草灘において生け捕りされたV期およびVI期のゾエア幼生試料の、各アミノ酸の $\delta^{15}\text{N}$ を調べると、グルタミン酸が13.8～13.9‰、フェニルアラニンが2.8～3.0‰となり、アミノ酸から推定されるゾエア幼生の栄養段階は2.1であることが見積もられた (図(3)-13)。このことから、スナモグリのゾエア幼生は珪藻などの植物プランクトンを主として捕食する植物食性の動物プランクトンに相当することが示唆された。この結果は、ゾエア幼生の消化管内容物から珪藻の殻が主に観察される事象や、スナモグリの鋸歯が、珪藻殻のような硬い成分をかみ砕いて摩耗してくるという観察結果⁹⁾と矛盾しない結果であった。



図(3)-14. 植物プランクトンの分解時の同位体比変動

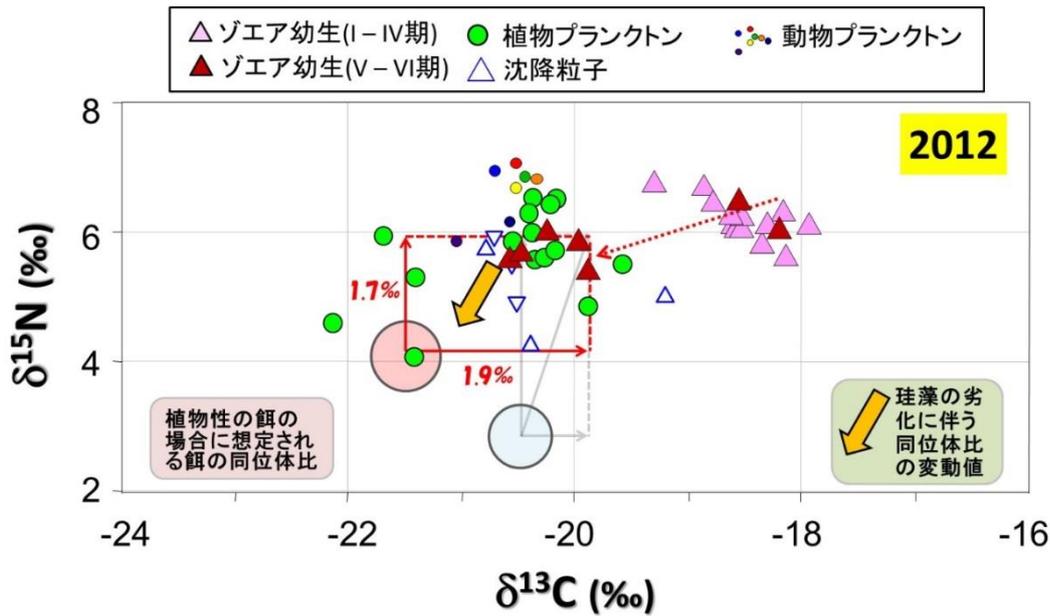
c. 植物プランクトンの分解に伴う同位体比変動

2012年度の研究結果として、沈降粒子がスナモグリのゾエア幼生の餌資源の1つとして重要である可能性が示唆された（後述）。一方で、アミノ酸の窒素安定同位体比の結果から、ゾエア幼生の植物プランクトン食が明らかとなっているため、沈降粒子を捕食している場合でも、植物プランクトン由来のものを主として捕食している可能性が高い。しかしながら、沈降粒子は、植物プランクトンだけでなく、動物プランクトンの死骸や糞粒を含んだものであり、その同位体比も、動物性有機物の含有量に依存して、大きく変動すると考えられる。そのため、現場海域で得られた沈降粒子の値が、必ずしもゾエア幼生の餌となりうる植物プランクトン由来の沈降粒子の値とはいえない。そのため、本研究では、沈降粒子の中でも、微生物やバクテリアなどの分解を受けながら下層へと沈降していく植物プランクトンの遺骸が、ゾエア幼生の餌になりうるということを仮定し、植物プランクトン極大層で得られた海水から20-200 μm の画分のみを濃縮して抽出し、暗所培養実験を行うことで、植物プランクトンの劣化に伴う同位体比の変動を調べた（図(3)-14）。その結果、1日あたりの炭素安定同位体比の変動量（ $\Delta\delta^{13}\text{C}$ ）は、 $-0.07\sim-0.22$ （ $\Delta\text{‰/day}$ ）、窒素安定同位体比の変動量（ $\Delta\delta^{15}\text{N}$ ）は、 $-0.18\sim-0.45$ （ $\Delta\text{‰/day}$ ）と見積もられた。

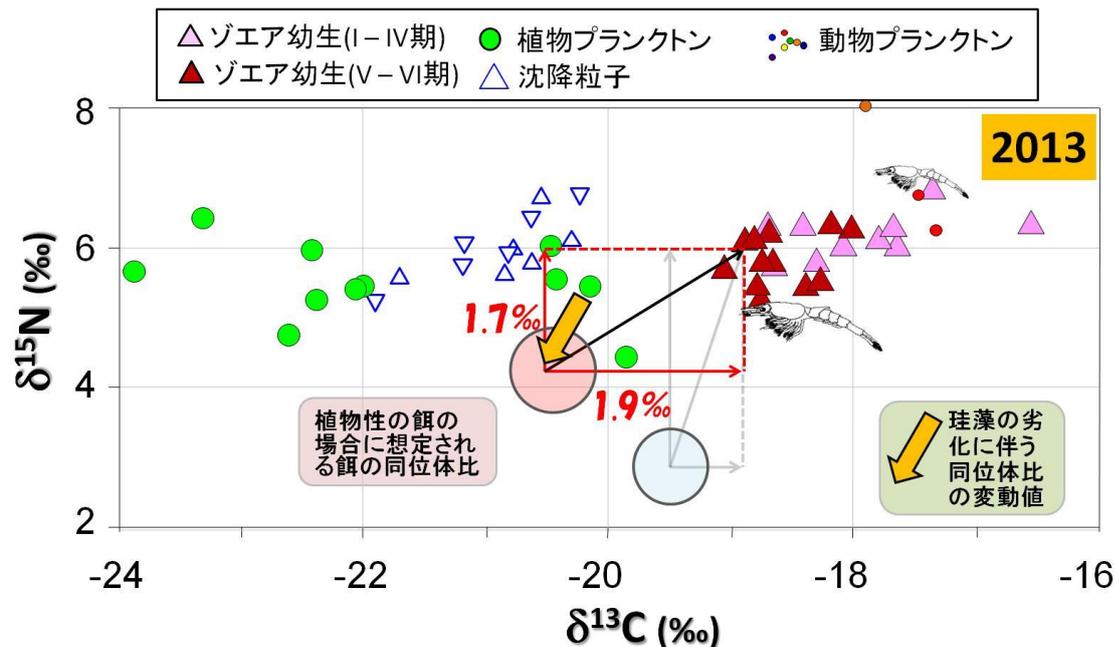
d. 安定同位体比食物連鎖解析によるスナモグリ幼生の餌資源の評価

2012年および2013年に、現場海域で得られた前半（I-IV期）と後半（V-VI期）のゾエア幼生、及び、0.7mmのガラス繊維濾紙にトラップされた植物プランクトンを主とする有機物、また、顕微鏡下で選別した動物プランクトン、さらに、水深20mおよび40mで収集した沈降粒子の炭素・窒素安定同位体比を、図(3)-15および図(3)-16に、それぞれプロットした。培養飼育実験の結果（図(3)-11, 12）から、スナモグリの幼生の身体に餌成分の値が反映されるまでに20日間かかることがわかっているため、ゾエア幼生の餌成分を判別するためには、孵化から20日以上経過した、V~VI期のゾエア幼生を用いて解析することが望ましいと考えられる。

これまでの、報告例として、栄養段階が1つ上昇する際の、平均的な濃縮係数としては、 $\Delta\delta^{13}\text{C}$ が0.0~0.5 ‰ 程度、 $\Delta\delta^{15}\text{N}$ が3~3.5 ‰ 程度ということが知られているが、この値を本研究にあてはめた場合、餌資源として推定される値（図の水色の○で囲まれた範囲）に該当する生物（有機物）は見当たらなかった。しかしながら、本研究のアミノ酸の窒素安定同位体分析の結果（図(3)-13）より、現場のゾエア幼生が植物プランクトンを主に食べていることが明らかになったことから、植物プランクトン捕食時の濃縮係数（図(3)-12）をあてはめると、現場で観測された植物プランクトンの同位体の取り幅の一部と、想定される餌生物の同位体比が一致してくることが示された。さらに、表層で生産された植物プランクトンが3-5日かけて、ゾエア幼生の夜間の生息範囲となる水深50 m付近まで分解作用を受けながら沈降していくと仮定すると、表層で観測された植物プランクトンの分解産物もまた、この想定される餌生物（餌有機物）の同位体比と一致してくることが示された。



図(3)-15. ゾエア幼生の主な餌資源有機物とゾエア幼生の炭素・窒素安定同位体比分布（2012年）



図(3)-16. ゾエア幼生の主な餌資源有機物とゾエア幼生の炭素・窒素安定同位体比分布（2013年）

(4) 武田重信

1) 海底湧水（噴気）の位置と海底の状況

長崎県の橘湾では、水深22 m付近に120～128℃、pH8.7の熱水を湧出する浅海底熱水系が存在し、熱水噴出孔付近から好熱性の真正細菌および超好熱古細菌が採取されている^{1,2)}。しかし、この浅海底熱水系の位置や規模などの詳しい情報については記載されていない。一方、湾東岸に位置する小浜温泉地先の水深16～20 mの海底には、長さ40 m、幅10 mの岩盤が露出しており、岩盤の各

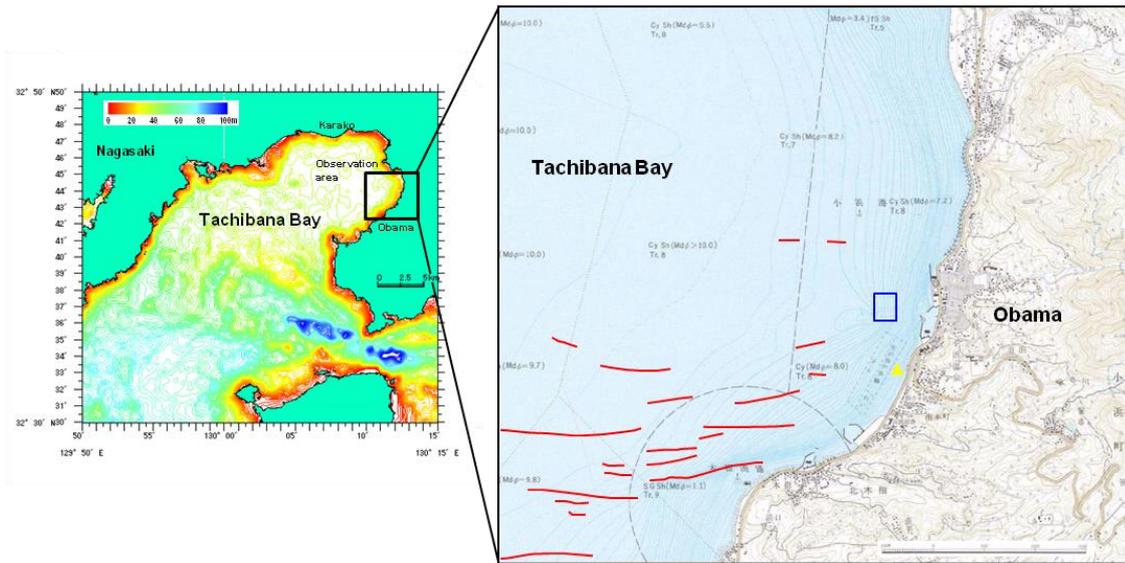
所にある小さな噴出口から熱水が出ていたことが潜水調査によって報告されている³⁾。また、長崎県の雲仙活断層群に関する調査報告書⁴⁾では、小浜温泉の沖合に存在する谷状の海底地形部において音響探査観測により海底からの噴気あるいは湧水と思われる柱状に立ち上る影の存在を捉えている。ただし、その近傍には海底活断層は確認されていない。小浜温泉の源泉温度は105℃と熱量が高く、温泉水量も1日当たり約15000トンと豊富であることから、地先だけでなく、その沖合でも熱水が湧出している可能性は高いと考えられる。橘湾の中央部付近でも、浅海底熱水系に由来すると推測される気泡を漁業者が目視したとの情報がある。このように、橘湾には浅海底熱水系が複数存在している可能性は高いと考えられるが、橘湾の生態系に熱水がどのような影響をどの程度及ぼしているのかは不明であった。そこで、まず音響探査により主要な海底湧水（噴気）地点の探索を実施した。

小浜温泉沖合（図(4)-1）の水深33~34 m付近の海底から、噴気と思われる筋状に立ち上がる複数の影が、計量魚群探知機の画像に捉えられた（図(4)-2）。図中に矢印で示したA地点とD地点は南北方向に隣接していて、小浜港から西側に伸びる谷状部の北側斜面に位置し、共に海底面に高さ0.6~1.5 mの凹凸が見られる複雑な海底地形となっていたが、B、C地点の海底の起伏は数十cm以下とほぼ平坦であった。従って、噴気の場合と凹凸地形は直接関係していないと思われる。A、D地点では海面付近まで筋状の影が到達していたのに対して、B、C地点では、影が10~20 m層付近で途絶えていた。これは観測中も船が動いていること、使用した計量魚群探知機の音響ビームが鋭く船底近くではサンプリング体積が小さいことから、水面近くまで気泡エコーが連続しなかったためと考えられる。B、C地点のエコーの形状を詳しく見ると、安定して上昇していて、きれいな斜線となっていることが分かる。気泡による散乱は、気泡が「肉眼やカメラで確認困難な微小サイズ」でも、かなり強く音響機器で観測できることが知られているが、C地点近傍でのCTD採水中やA~D地点周辺での観測時には、気泡が複数個ずつ断続的に海面に湧き上がってくる様子が船上から肉眼でしばしば観察された。A地点の筋状の影が細いのは、この時の船速が他の地点の観測時と比べて速かったことが関係している。筋状の影が観測された船位を基に、噴気地点の空間スケールを推定したところ、それぞれA:63 m、B:7.2 m、5.5 m、8.3 m、C:6.1 m、D:48 mと見積もられた（図(4)-3）。計量魚群探知機の画像に見られるエコー形状は、エコー表示レベルの閾値や位置関係で変わることから、エコー強度を気泡量の指標としてデータを整理する必要がある。

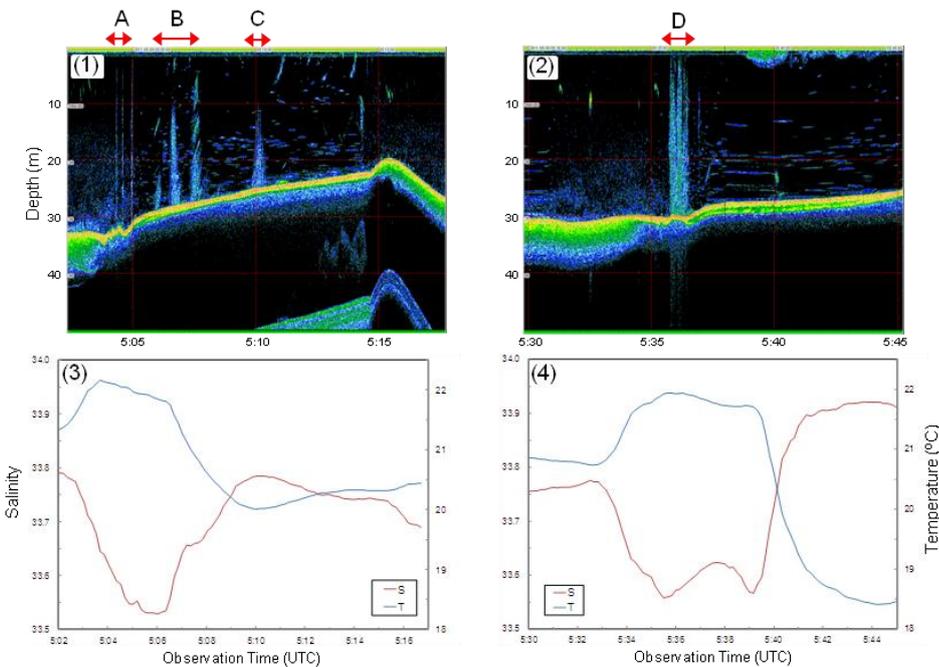
筋状の影がみられた地点の周囲では、同時に、表層水の塩分（約0.2~0.25）の低下と水温（約1.5℃）の上昇が認められた（図(4)-2）。これは温泉水のような低塩分高温の水が噴気地点の近傍から噴出あるいは浸出していたことを示唆している。表層の塩分低下および水温上昇がみられた範囲を船位から推定したところA~B:279 m、D:326 mであった。

噴気がみられたC地点の近傍の深度26.8 mにおけるCTD-ニスキン採水で得られた海水中からは、還元性の二価鉄イオンが518 pMと高濃度で検出された（後述）。この採水時の水温と塩分は16.02℃および34.14であったこと、計量魚群探知機の画像においても採水時のCTDの位置が噴気の立ち上がりが見られた場所からずれていたことから、この時の採水は噴気の直上水を捉えたものではないと考えられるが、海水中で速やかに酸化されて消失する二価鉄イオンが高濃度で検出されたことは、その近傍に浅海底熱水系が存在したことを強く示唆している。

2010年10月に実施した予備調査では、上記の小浜温泉沖合以外に、小浜温泉地先と橘湾北部の唐比温泉沖でも、計量魚群探知機の画像で筋状に立ち上がる影が認められ、比較的高濃度の二価



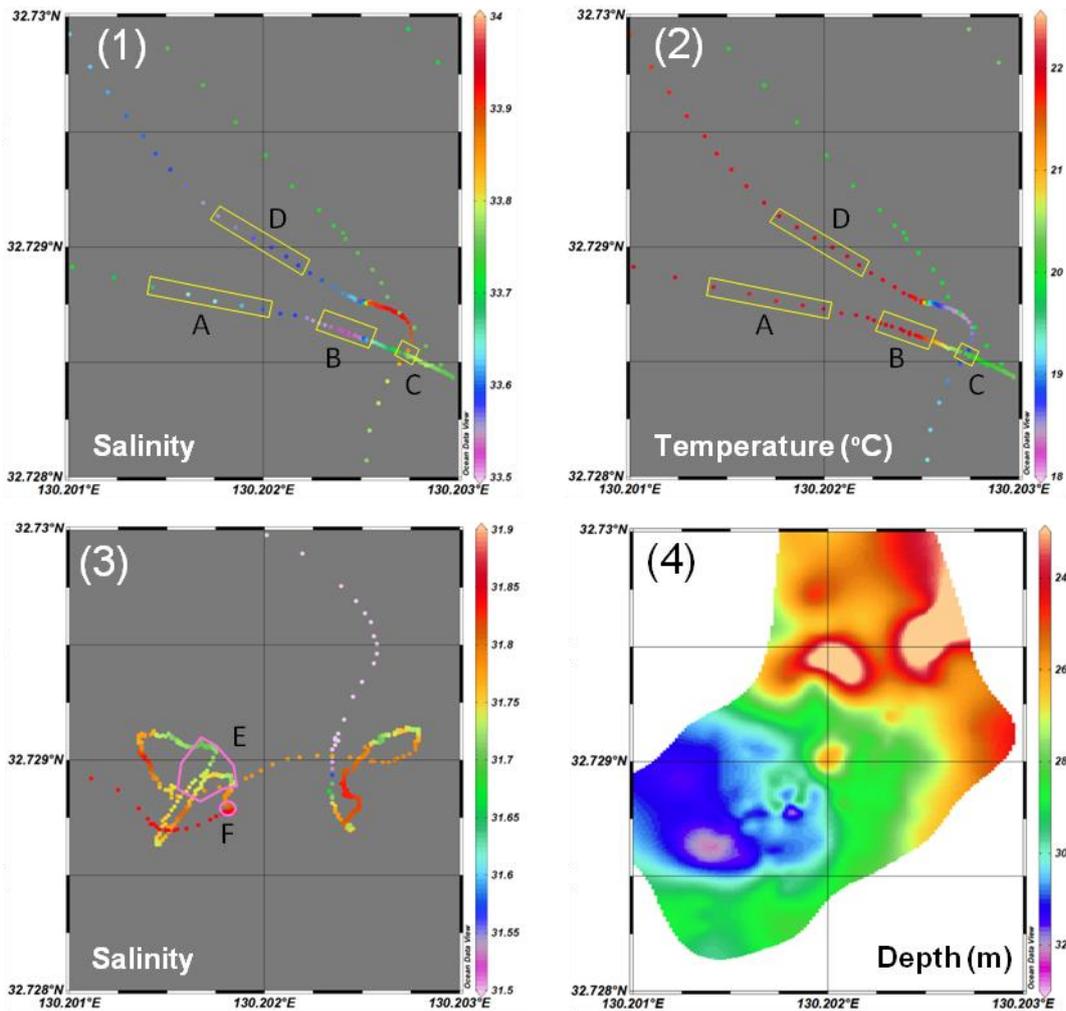
図(4)-1. 橘湾奥部小浜沖の音響探査地点周辺の海底地形図（右図は1/25000沿岸海域地形図「肥前小浜」国土地理院を一部改変）。右図の青色で囲んだ範囲は、図(4)-3に示した海域に相当する。▲は温泉水の湧出が報告されている岩盤の位置を示す³⁾。赤線は海底断層を示す⁴⁾。



図(4)-2. 橘湾の小浜沖における38 kHz計量魚群探知機の画像（1、2）および同時に船上で観測された表層水の水温、塩分の変化（3、4）。赤線矢印(A-D)は図(4)-3 (1)と(2)の黄色線四角で囲んだ範囲に相当する。

鉄イオンが海水中から検出されている。しかし、2011年の唐比温泉沖の音響探査では、筋状に立ち上がる影は確認できなかった。

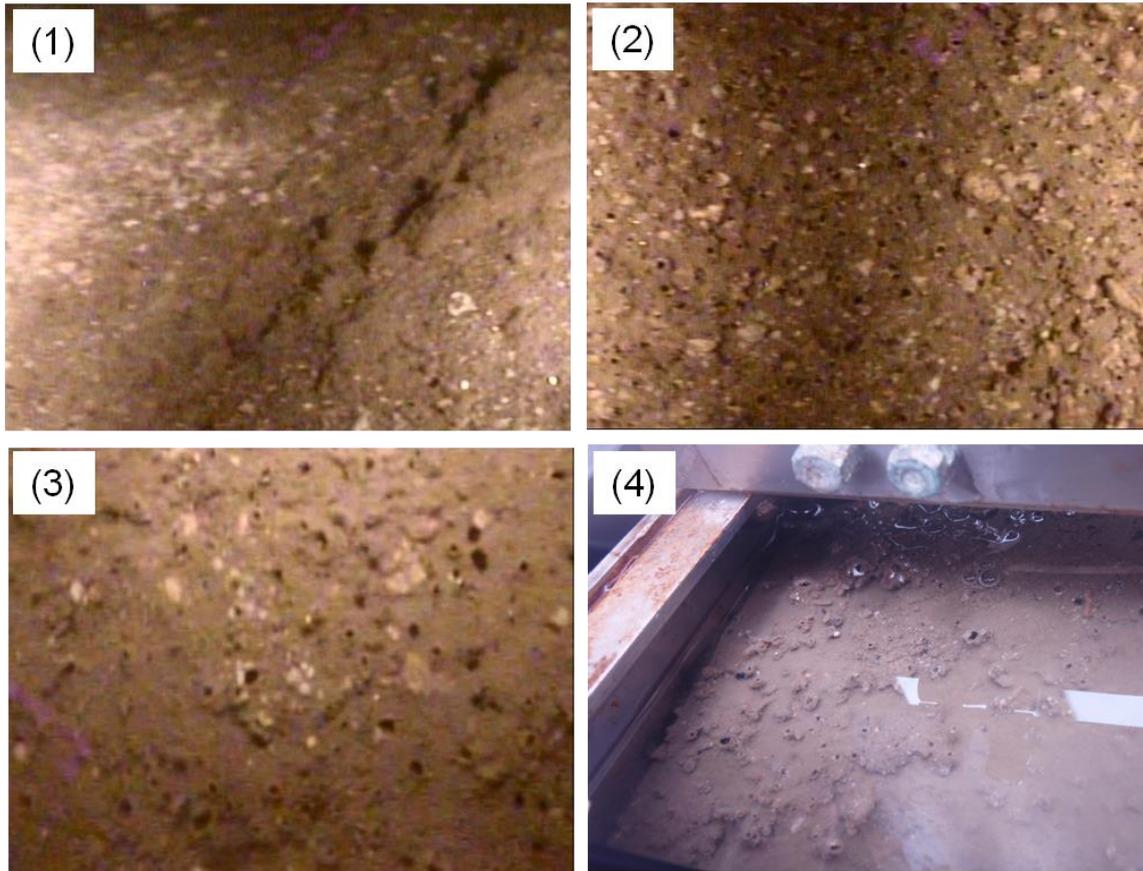
計量魚群探知機で筋状に立ち上がる影が見られた地点の周辺（図(4)-3のEの範囲）において、水中ビデオカメラを用いて海底付近の状況を観察したところ、計量魚群探知機の画像で見られたのと同様の凹凸地形が確認され（図(4)-4）、海底面に白色の礫が多数散在しているのが特徴的であった。橘湾奥部で通常見られる海底堆積物の表面は浮泥が積もった黒色軟泥であったのに対し、噴気地点周辺の堆積物表面は茶色で比較的硬かった。海底面に水中ビデオカメラを近づけてさらに詳しく観察したところ、堆積物表面に直径2~6 mmの多数の孔が存在していた（図(4)-4）。しかし、水中ビデオカメラの映像からは、それらの孔の周辺に気泡をはっきりと確認できなかった。



図(4)-3. 橘湾小浜沖の航走中に船上で2011年5月9日(1、2)および2011年8月9日に観測された表層水の水温、塩分と、噴気が見られた場所付近の海底地形(4)。(1)と(2)の図中の黄色線四角で囲んだ範囲は、計量魚群探知機で噴気が見られた場所に相当する。(3)の図中のピンク色線で囲んだ部分(E)は、ビデオカメラ観測を行った範囲。(3)の図中のFは高温の堆積物が採泥された場所を示す。

水中ビデオカメラ観測を行った場所の近傍(図(4)-3のF点)で採泥を行ったところ、ビデオカメラで捉えられた多数の孔が存在する表層堆積物が採取された(図(4)-4)。この堆積物の表面下には黒色でやや砂質の高温部と灰茶色の低温部があり、黒色高温部の温度は、最大78°Cに達した。これは過去に小浜温泉沖で採取された熱水噴出孔付近の表層1~10 cmの堆積物温度25~75°C^{1,2)}と同程度の値である。採取した堆積物の表面の孔の一部からは、採泥器を船上に回収した後しばらくの間、気泡の発生が認められた。堆積物からは強い硫化水素臭は感知されなかった。また、堆積物表面に存在する孔の周囲には盛り上がりが見られた。これは下層の高温砂質層での減圧沸騰で発泡した二酸化炭素を主成分とする気泡などが表層の粘土層が薄いところから海水に吹き出し、周囲の粘土層が持ち上げられたためと推察される。

また、噴気が見られた場所の周辺海底面には割れ目が走っている様子が水中ビデオカメラで確認されており(図(4)-5)、この割れ目も海底湧水に関係している可能性がある。



図(4)-4. 橘湾小浜沖の噴気が見られた場所(E)で水中ビデオカメラにより撮影された海底堆積物の表面と直径2~6 mmの小穴の様子 (1-3)、採泥器で採取された高温の海底堆積物 (4)



図(4)-5. 橘湾小浜沖の噴気が見られた場所周辺で水中ビデオカメラにより撮影された海底面の割れ目

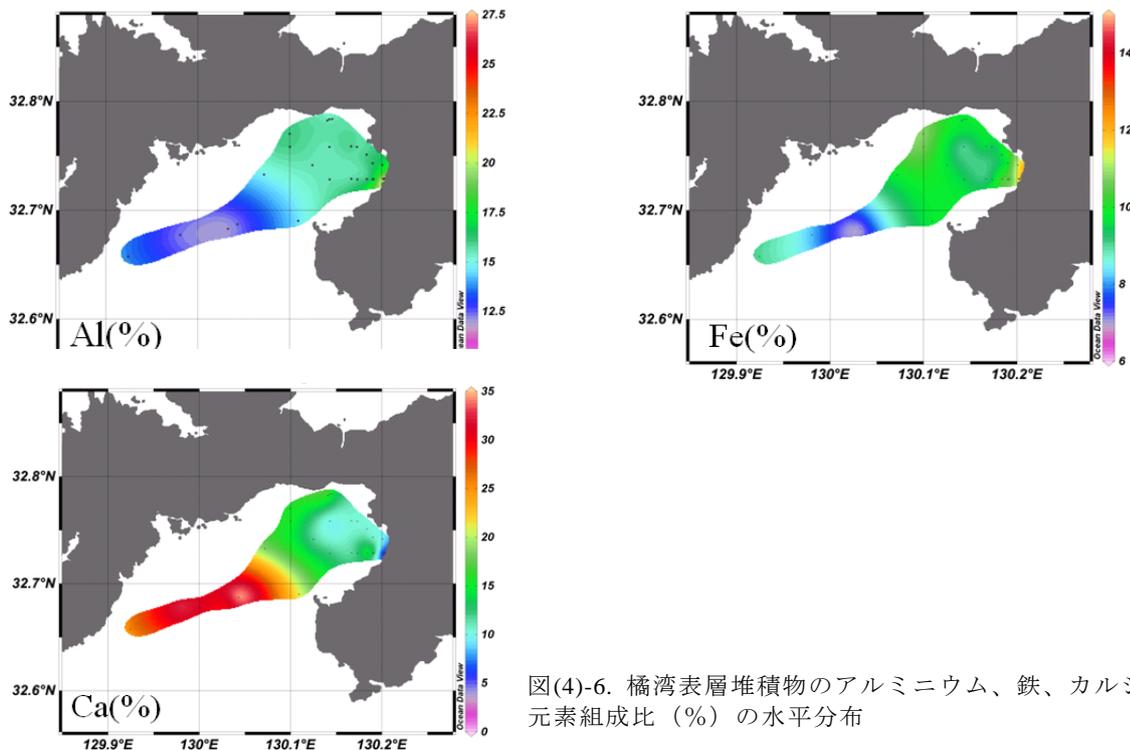
2) 海底堆積物の元素組成

橘湾内の表層堆積物の主要元素組成については、小浜沖の噴気地点近傍から採取した堆積物では、橘湾中央付近の熱水の影響をあまり受けていないと考えられる堆積物と比較して、アルミニウムや鉄の含有率が高く、カルシウムが少なくなる傾向がみられた (図(4)-6、表(4)-1)。

小浜温泉沖の噴気地点近傍 (図(4)-3のF点) から採取した表層堆積物の主要元素組成については、橘湾中央部寄りの浅海底熱水系の影響をあまり受けていないと考えられる堆積物と比較して、アルミニウムの存在比が高く、カルシウムが少なくなる傾向がみられた (図(4)-6、表(4)-1)。表

面の茶褐色泥と比べて、亜表層5~20 cmの黒色高温部では、鉄の含有率がやや高くなっていて、Fe/Al比は橘湾中央部の堆積物より低い値となっていた。また、黒色高温部にはSが3.2%と他の堆積物の2倍近く含まれており、他の堆積物には検出されないヒ素が0.2%程度存在した。小浜温泉水には0.4 ppm程度の亜ヒ酸が含まれていることから、橘湾の浅海底熱水が小浜温泉水と類似の化学組成をもつと仮定すると、熱水中のヒ素が難溶性硫化物となって沈着していたものと推察される。その他にも、バリウムが多く、臭素と塩素が少ないなど、噴気地点近傍の亜表層堆積物は、橘湾中央部の堆積物とは異なる特徴的な元素組成をもつことが明らかになった。また、噴気地点近傍の堆積物中には、しばしばユウロピウムなどの希土類元素が極微量ではあるが検出された。海底直上の海水中に含まれていた懸濁粒子の元素組成を調べたところ、小浜沖周辺の懸濁粒子には海底湧水に起源をもつと推測される希土類元素が微量ではあるが特徴的に含まれていることも分かった。

以上のように、橘湾奥部の小浜温泉沖では、水深30 m付近の海底の複数箇所から噴気が起きており、海底表面には多数の小孔が存在することが確認され、そこには周囲と異なる特徴的な化学組成をもつ堆積物が存在していることが明らかになった。噴気地点近傍の亜表層堆積物にはAsが比較的高濃度で存在することから、堆積物が攪乱された場合、そこから溶出するヒ素のベントス群集への毒性作用が懸念される。今後は熱水を直接採取してその化学的特性を明らかにするとともに、そこに含まれている還元性化学物質や堆積物からの溶出物質が、プランクトンやベントス、魚類などを通して沿岸生態系内にどの程度の拡がりをもって転送、濃縮されているのかを調べていく必要がある。



図(4)-6. 橘湾表層堆積物のアルミニウム、鉄、カルシウムの元素組成比 (%) の水平分布

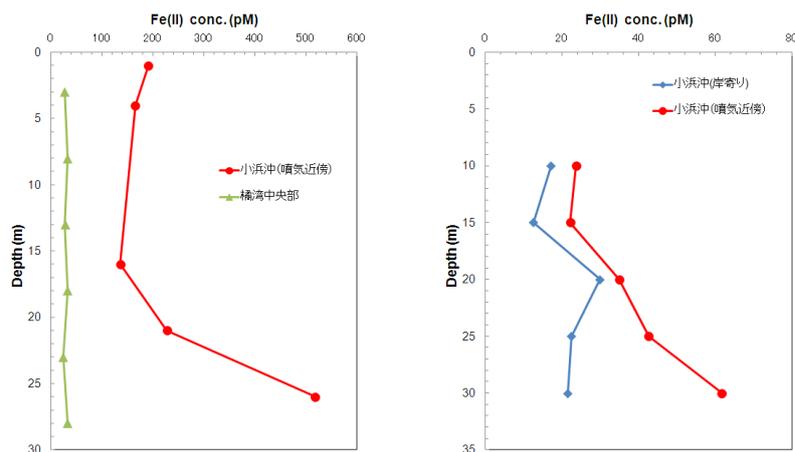
表(4)-1. 橘湾奥部の小浜沖(32°43.726'N; 130°12.109'E、水深34.0 m)と湾中央部(32°43.730'N; 130°10.026'E、水深37.5 m) の堆積物の元素組成比% (平均値±標準偏差)

堆積物サンプル	小浜沖の堆積物						橘湾中央付近の堆積物		
	表層堆積物			亜表層黒色堆積物					
Al (%)	22.658	±	0.082	26.451	±	0.097	15.603	±	0.075
Fe (%)	8.576	±	0.024	13.647	±	0.030	9.177	±	0.022
Ca (%)	5.509	±	0.022	3.953	±	0.020	11.422	±	0.034
Cl (%)	4.227	±	0.057			N.D.	6.764	±	0.055
K (%)	2.526	±	0.019	2.356	±	0.020	3.221	±	0.022
Ti (%)	1.426	±	0.019	1.634	±	0.020	0.938	±	0.014
S (%)	0.731	±	0.008	3.604	±	0.017	1.519	±	0.011
Ba (%)			N.D. ¹⁾	0.619	±	0.056			N.D.
Sr (%)	0.148	±	0.002	0.122	±	0.002	0.104	±	0.001
Mn (%)	0.126	±	0.005	0.157	±	0.006	0.118	±	0.005
As (%)			N.D.	0.259	±	0.010			N.D.
Rb (ppm)	220	±	10			N.D.	220	±	10
Br (ppm)			N.D.			N.D.	880	±	10
Zn (ppm)			N.D.			N.D.	300	±	20

1) 検出限界以下

3) 海水中の還元性化学物質

橘湾奥部の小浜沖のいくつかの測点では、表層から海底に向けて還元性化学物質である二価鉄イオン濃度の上昇が観測された(図(4)-7)。特に、噴気が近くで見られた測点の海底付近の二価鉄イオン濃度は518 pM と高濃度であったことから、この近傍で海底湧水が起きていたことを強く示唆している。しかし、CTD採水時に観測された海底付近の水温塩分について、若干ではあるが湾中央付近よりも塩分が低い傾向がみられたものの、水温については測点間で有為な差は見られなかった。鉛直的な成層の発達した5月に比べて鉛直混合の進んだ10月の二価鉄イオン濃度が低くなっていたことから、季節による湾内海水の鉛直的な成層構造の変化や熱水活動強度の変動が橘湾沿岸域の深層付近の二価鉄イオン濃度の違いを生み出す要因となっている可能性が考えられる。

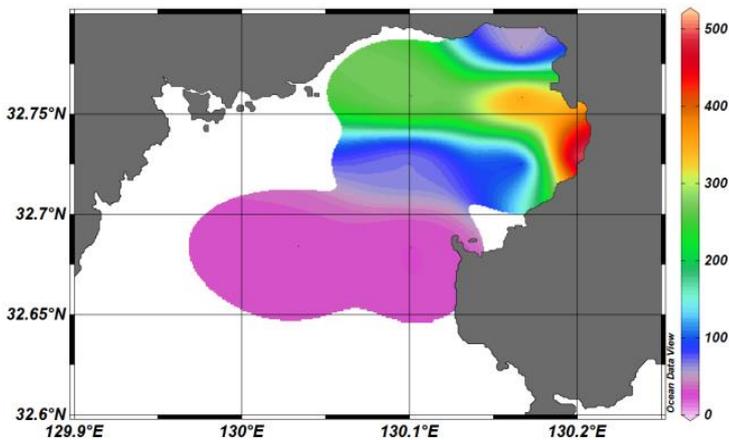


図(4)-7. 橘湾奥部における海水中の二価鉄イオン濃度の鉛直分布(左:5月、右:10月)

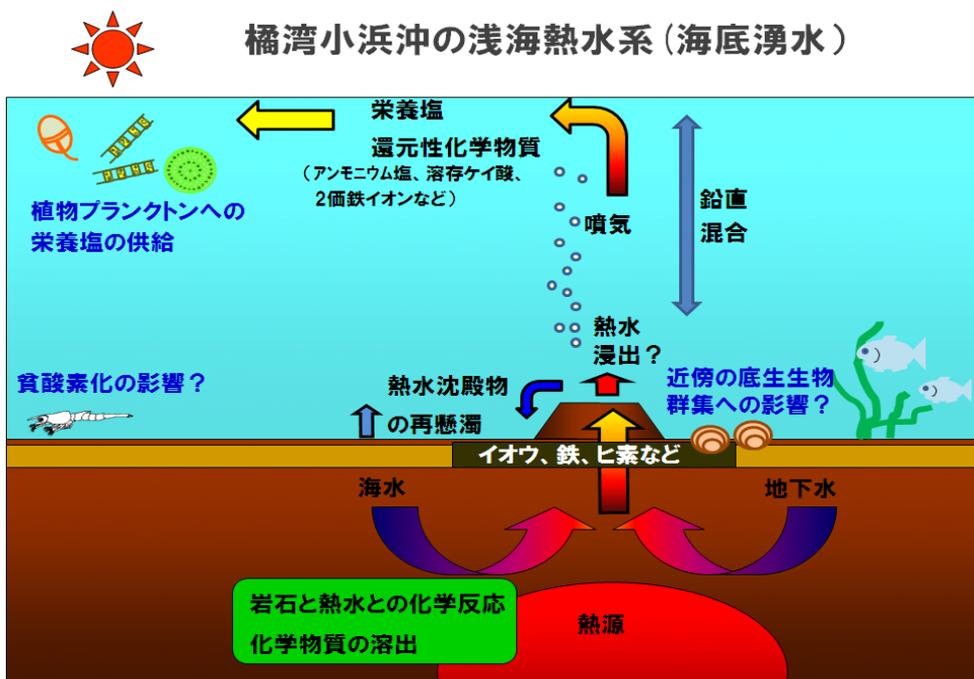
海水中のヨウ素も酸化還元条件によって化学種を変化させ、一般的に酸化的条件ではヨウ素酸イオン(IO_3^-)、還元的条件ではヨウ素イオン(I^-)として存在することと、海底熱水系の中にはヨウ素を多く含む堆積物の中を循環するものがあることから、橘湾の海水中の I^- の濃度を測定したところ、ほとんどの測点において150 nM前後の値が得られた。小浜温泉水の I^- の濃度は2.5~4 μM

で、 IO_3^- はほとんど検出されなかったが、橘湾の海水には、 IO_3^- も25~30nM程度存在した。

海底湧水の拡散過程において、湧水に含まれる二価鉄イオンは溶存酸素によって急速に酸化されて濃度が減少することから、底層水中に含まれる二価鉄イオン濃度を指標にして、海底湧水の拡散状況を推測した。その結果、二価鉄イオン濃度は小浜沖で最も高くなっており、小浜周辺が海底湧水の中心的な領域となっていること、海底湧水は湾内の反時計回りの渦流に乗って北西方向へ輸送されながら拡散していることが示された（図(4)-8）。しかし、高濃度域は小浜沖近傍に限定的であり、海底湧水の拡散パターンから考えると、橘湾奥部の広い範囲に分布するスナモグリを始めとするベントス浮遊幼生への影響はあまり大きくないと推察され、むしろ夏季に水柱の栄養塩が枯渇した際の一次生産への栄養塩供給機構としての役割を果たしている可能性がある（図(4)-9）。



図(4)-8. 橘湾奥部の海底上5m層における二価鉄イオン濃度 (pM) の水平分布 (2011年5月)



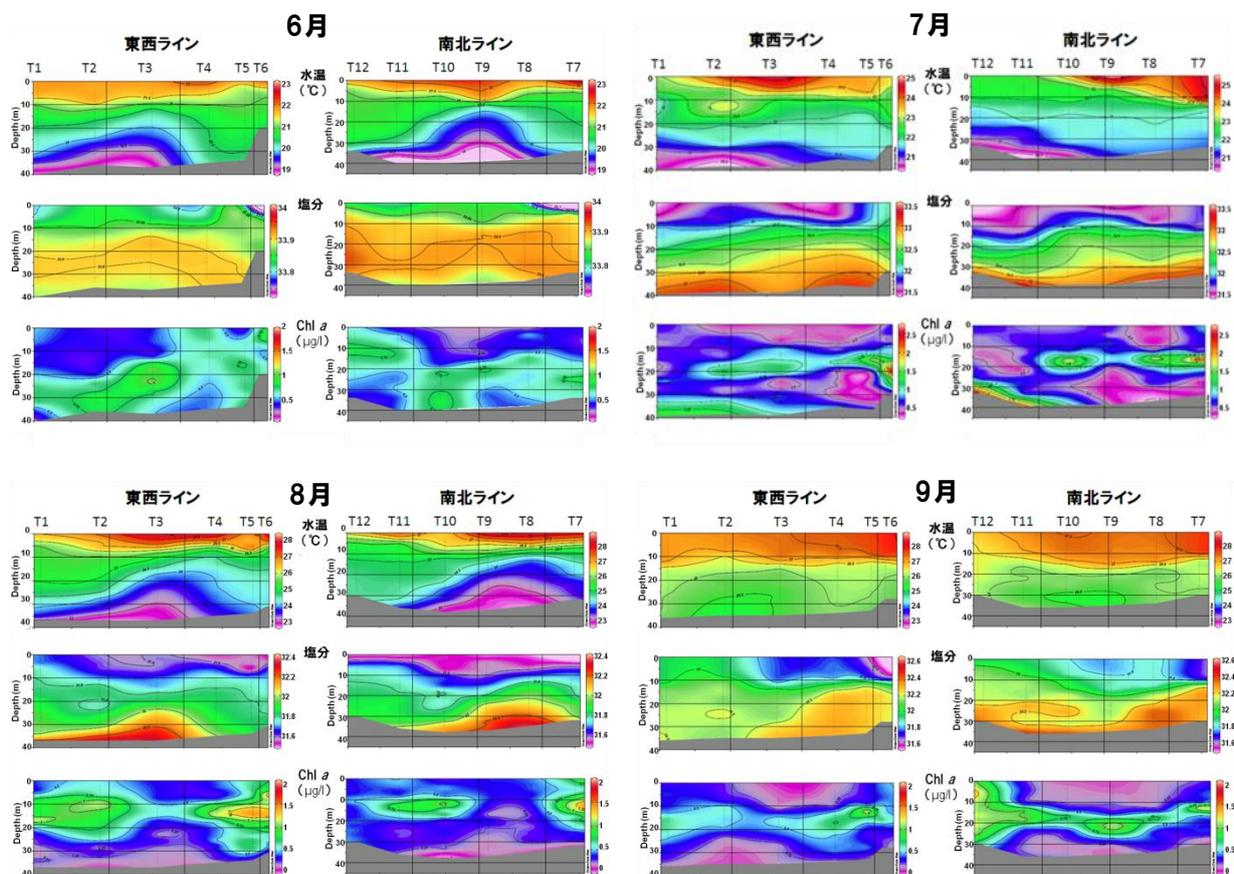
図(4)-9. 橘湾奥部小浜沖の浅海熱水系周辺における物質挙動の模式図

4) 橘湾奥部の海洋構造とクロロフィル濃度分布

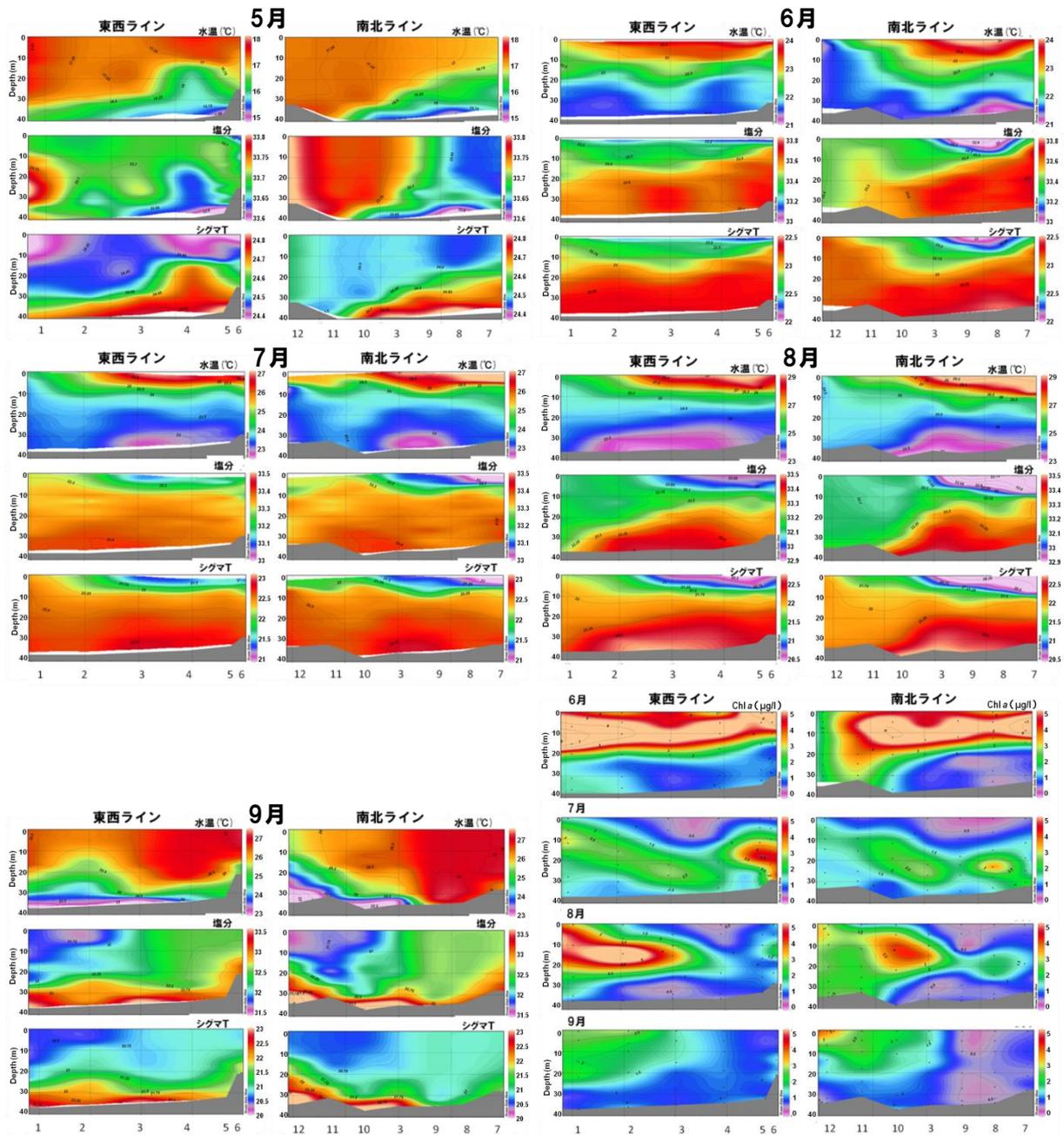
橘湾の中央西寄りから小浜温泉沖にかけての測点1~6の東西ライン、湾奥の唐比沖から湾中央部にかけての測点7~12の南北ラインの水温、塩分、クロロフィルの鉛直断面図を見ると、2012年

6月には比較的高塩分の水塊が存在し、表面近くで弱い成層が見られ、水柱全体で植物プランクトン量の指標となるクロロフィル濃度は低くなっていた（図(4)-10）。7月になると10 m以浅に有明海由来と思われる低塩分水の流入が認められて、密度成層が強化されるとともに、15~20 mに亜表層クロロフィル極大が発達していた。8~9月においても7月と同様の海洋構造が見られたが、9月の観測では湾の沖合（南方）で低塩分水の影響は弱まっていた。温泉水・海底湧水の影響が強いと予想される小浜沖の測点6付近では、6月と9月に表層で塩分の低下が認められ、6月には低塩分域でクロロフィル濃度がやや高くなる傾向が見られた。7月と8月には測点6付近で成層が弱まっており、海底からの噴気にとまなう鉛直混合が示唆された。また、7月と8月には比較的混合していた測点6の中層付近でクロロフィル濃度が顕著に高くなっていたことから、温泉水・海底湧水由来の栄養塩供給による植物プランクトンの増殖が促進されていた可能性が考えられる。スナモグリ幼生が多く分布する海底付近の季節変動みると、小浜沖と湾中央部ともに8月に値が高くなる傾向にあったが、これは夏季に表層の栄養塩が枯渇するため、植物プランクトンが海底堆積物や海底湧水から供給される栄養塩を主に利用するようになり、底層付近に多く分布するためと推察される。クロロフィルaのサイズ組成を見ると、20 μm 以上の画分が大部分を占めており、珪藻類や渦鞭毛藻などの大型の植物プランクトンが卓越していたことが明らかになった。

2013年のCTDデータの水温塩分の分布図からは、6月から9月にかけて湾全体が成層状態にあることが伺える（図(4)-11）。また、夏季の橘湾の中央付近では、底層に高塩分・低水温の水塊が常に認められ、TSダイアグラムから湾の底層に入りこんだ天草灘由来の高塩分水が滞留していたと



図(4)-10. 橘湾の東西・南北ラインにおける2012年6~9月の水温、塩分、クロロフィル蛍光強度の鉛直断面図



図(4)-11. 橘湾の東西・南北ラインにおける2013年5～9月の水温、塩分、シグマT（密度）の鉛直断面図および6～9月のクロロフィルa濃度の鉛直断面図（右下）

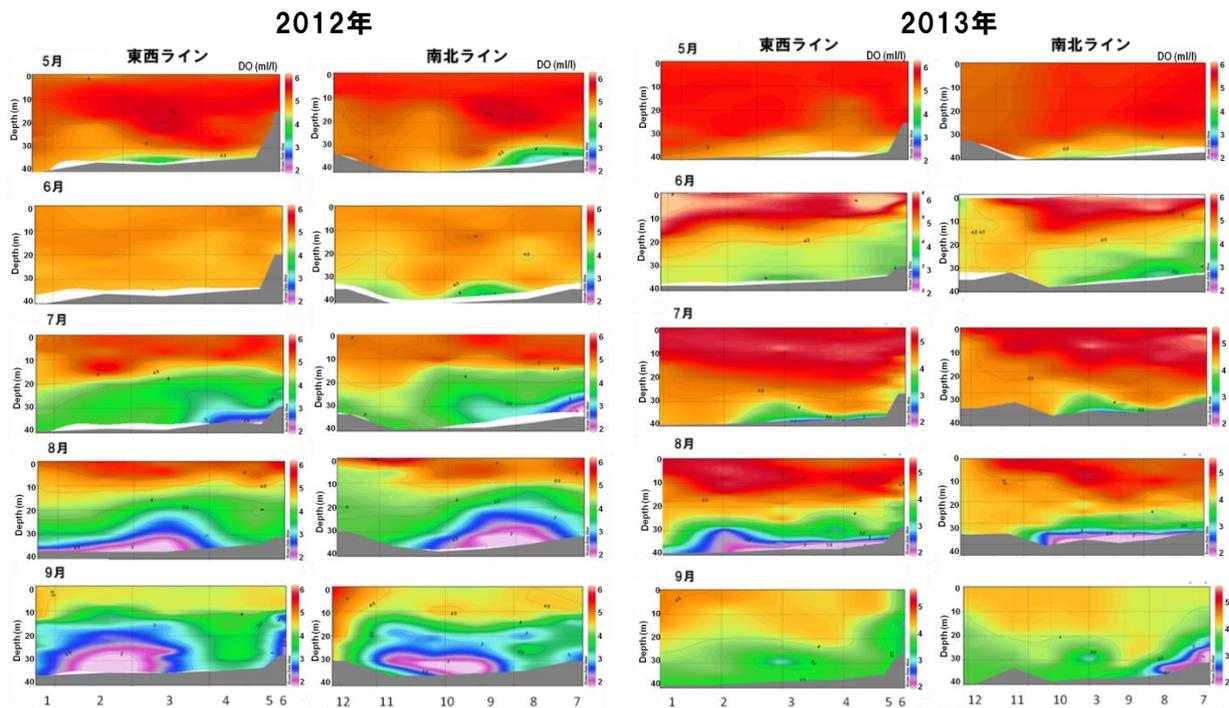
考えられた。湾奥部の流速は0.4～0.6ノットと非常に小さく、湾奥部には上げ潮・下げ潮にかかわらず反時計回りの残差流が形成されることから⁵⁾、停滞性が高い海域となっており、反時計回り残差流の中心部にあたる湾奥中央の海底に高密度水塊が集積し、ドーム状に分布していたと推察される。一方、6～8月にかけて、湾の南側では成層が弱く、水温・塩分は鉛直的にほぼ一律の値を示した。早崎瀬戸は渦を伴う速い潮流が発生することで有名な海域で、潮流は最大で6.5ノットに達すること⁵⁾、早崎瀬戸から流出する有明海水は湾中央部を経て長崎半島沿いに湾口へ向かうこと⁶⁾が報告されており、この早崎瀬戸での海流による鉛直混合を受けた水塊が分布していたと考えら

れる。すなわち有明海から流出した水が早崎瀬戸の強い潮流によって鉛直的に混合されてきたと推察される水塊が分布しており、この混合水が等密度面に沿って湾奥部の中層（深度10～20 m）に入り込んでいる様子が σ_t の鉛直断面図から捉えられた（図(4)-11）。2012年の観測においてこのような傾向が認められたのは8月のみであったが、これは2012年の観測域が2013年よりも湾奥寄りに設定していたためであると推測される。9月には湾の中央から奥部にかけての成層が弱まり、底層の高塩分・低水温水の位置は南側に移動していた。2012年の6月と同様に、硝酸塩など栄養塩の乏しかった2013年5月は、水柱のクロロフィル a 濃度は一貫して低いレベルであったが、成層が強化されていた6月以降の時期に、深度10m付近を中心に5 $\mu\text{g/L}$ 前後の高いクロロフィル a 濃度が見られ、7～8月にも10～20 m層でクロロフィル極大が認められ、表層付近では濃度が低く、中層、底層にクロロフィル極大が存在する傾向にあった。これは、早崎瀬戸由来の水の特徴を示すシグマTの分布と良く対応していた。一方、9月には湾の南側の表層でやや高い値を示したものの、湾の中央から奥部のクロロフィル a 濃度は全体的に低かった。以上のように、夏季橘湾奥部における海洋構造は、奥部で成層し、南側で成層が弱まっており、南側には早崎瀬戸由来の混合を受けた水、奥部表層に高水温低塩分水、底層に低水温高塩分水、中層に南側の鉛直的に混合された早崎瀬戸由来の水が流入していることが分かった。

5) 橘湾奥部の底層における溶存酸素濃度

夏季の内湾海域では、表層で成層が発達すると一般に底層の溶存酸素濃度が低下しやすい。橘湾の低酸素水塊の発生においても成層が発達しやすい夏季の湾奥部の中央から奥部の30 m以深でその傾向が見られた。2012年の観測では、5月の北側、6月は湾奥中央付近の底層で溶存酸素濃度の低下が見られたが、3 ml/Lを下回るような測点は存在しなかった（図(4)-12）。7月になると、東よりの測点4の海底上3.4 m、測点5の海底上4.4 m、北側の測点7の海底上8.1 mのところまで溶存酸素濃度が3 ml/Lを下回る層が認められた。8月には測点3の海底上14 m、測点8の海底上15 mまで貧酸素層が存在していることが確認された。さらに、湾の西側の測点5、6と湾の南側の測点11、12を除く測点において海底上数m規模の貧酸素層が認められ、広い範囲で貧酸素化していることが分かった。9月は測点2の海底上17 m、測点10の海底上16 m、測点11の海底上18 mまで貧酸素化していることが分かった。これらの測点を中心に、測点1、3、6、7、9においても海底上数mの高さまで貧酸素層が認められ、湾内の広い範囲で貧酸素化していた。

2013年の観測では、5月と6月に海底付近でやや濃度が低くなっていたが、3.0 ml/Lを下回るような貧酸素層は認められなかった（図(4)-12）。7月の観測では湾中央付近の測点3の海底上0.3 mまで溶存酸素濃度が3 ml/Lを下回る層が確認できた。同様に測点4で0.2 m、北側の測点9で0.5 mほどの高さまで貧酸素層が存在しており、湾中央や最奥部で海底上1 mに満たない小規模な貧酸素化が起きていたことが確認された。8月の観測では測点2の海底上10.4 m、測点10で7.3 m、測点9で5.0 mの高さまで貧酸素層が確認でき、東側の測点6、南側の測点11、12を除く広い範囲で、海底上数mの高さまで貧酸素層が存在していた。これらの貧酸素水の分布には、高塩分・低水温水との対応が認められた。海底直上で観測された最も低い溶存酸素濃度は、測点4で1.36 ml/L、測点9で1.51 ml/Lであった。9月の観測では、水深約20 m以深で4 ml/L以下になっており、下層での酸素濃度低下が確認できたが、貧酸素域の中心は湾奥北側の狭い範囲に移動しており、測点7の海底上8.2 m、測点8で5.3 mまで3 ml/Lを下回っていた。



図(4)-12. 橋湾の東西および南北ラインにおける2012年（左）および2013年（右）の5～9月の溶存酸素濃度（ml/l）の鉛直断面図

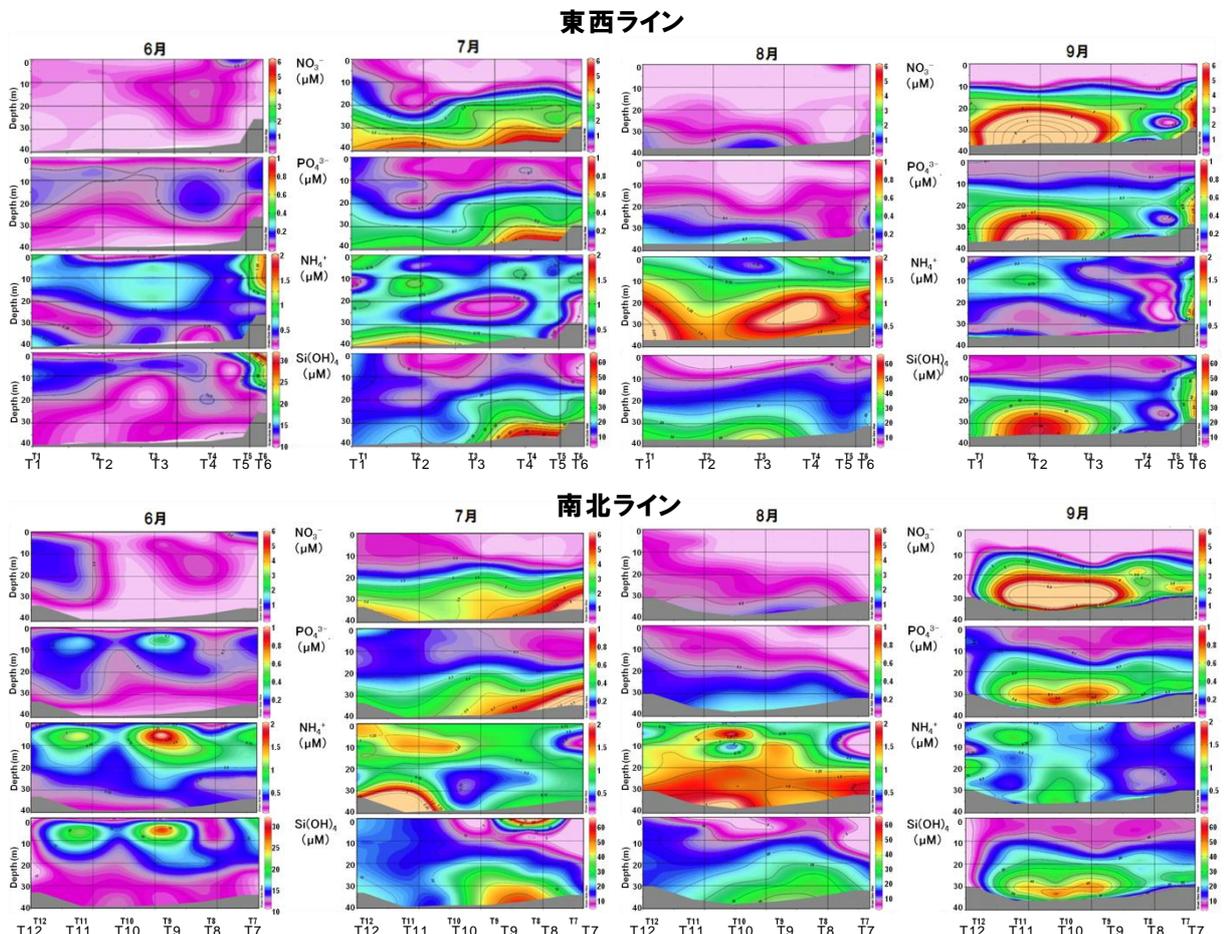
湾奥部の底層に存在する低水温高塩分の水塊は相対的に溶存酸素濃度が低く、空間的に孤立している様子が観察された。燧灘や大村湾では中層に発達する密度躍層が底層へのDOの鉛直輸送を妨げ、貧酸素化に重要な役割を果たしていることが示唆されており、躍層の形成機構として湾口部または海峡部で鉛直によく混合された水が密度流として成層域の中層に流入することが一つの要因として考えられている^{7,8)}。先に述べた海洋構造の特徴から、橋湾でも同様に、早崎瀬戸で形成された鉛直混合水の密度流による湾奥部中層への流入が原因となって、底層水の滞留と貧酸素化が引き起こされていた可能性が高いと推察される。

6) 栄養塩環境

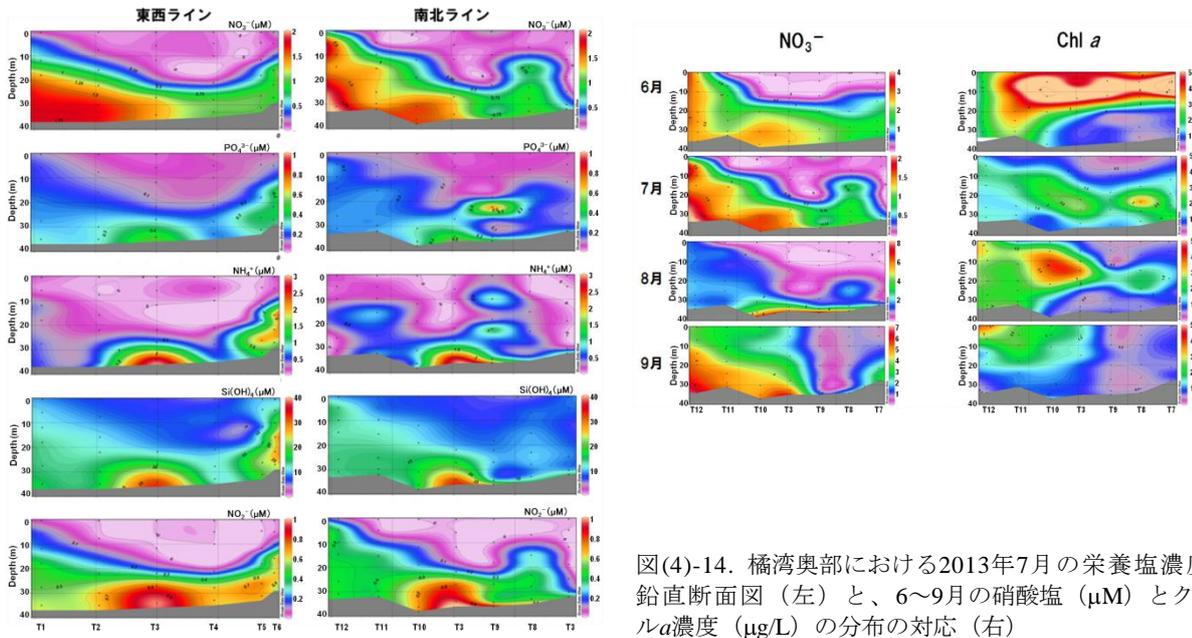
橋湾奥部の季節的な栄養塩環境の変動については、以下の状況が明らかになった。5月は湾内の広い範囲で水柱の硝酸塩、リン酸塩濃度が非常に低かったのに対して、6～8月は中層から底層にかけて比較的高濃度の栄養塩が検出された（図(4)-13、14）。スナモグリ幼生が橋湾奥部に輸送されてくる7～8月は、鉛直成層が発達しているため、表層の硝酸塩濃度が非常に低く、7月には硝酸塩躍層が中層の15 m付近に存在していてそれ以深で濃度が高くなっていたが、8月では海底直上を除いて水柱の硝酸塩はほぼ枯渇状態にあった。同時期に湾の南側に分布していた混合水の栄養塩濃度は、硝酸塩2～3 μM 、リン酸塩0.2～0.4 μM 、溶存ケイ酸10～20 μM であり、奥部中層にも同様の濃度で存在していることが確認され、等密度面に沿った混合水の中層への流入が、湾奥部への栄養塩の輸送に寄与していたと考えられる。底層の溶存酸素濃度の低下が見られた高密度水塊内では、特にアンモニウム塩、リン酸塩、ケイ酸塩の濃度が高くなっていたが、8月には硝酸塩濃度も上昇していた。9月の栄養塩分布は、6～8月と異なり、成層が弱まっていた湾中央付近で水柱全体の硝酸塩濃度が低くなっていたのに対して、湾の南側の底層で高濃度の硝酸塩が見られた。

鉛直混合が始まった10月には、海底付近で濃度がやや高くなる傾向が残っているものの、表層付近まで高濃度の硝酸塩濃度が検出された。従って、橘湾には大規模な河川水の流入が無いことから、湾内表層水の栄養塩濃度が夏季に枯渇状態となり易く、ベントス幼生の餌となる植物プランクトンの増殖は栄養律速を強く受けているが、南側から奥部中層への栄養塩供給の存在と、底層の高密度水塊内における有機物分解に伴って再生したアンモニウム塩を始めとする高濃度の栄養塩の存在が重要な栄養塩の供給プロセスとなっていることが明らかになった。それに対応するように、クロロフィル極大は中層付近に分布する傾向があったことから(図(4)-14)、夏季橘湾の植物プランクトン群集は、早崎瀬戸由来の水と底層からの栄養塩を利用し増殖していると推測された。橘湾奥部の堆積物の有機物含量が周辺海域でもっとも高く、反時計回りの残差流が存在することから有機物が堆積しやすい海域であるとの報告もあり⁹⁾、その有機物の多くは植物プランクトン生産によるものである。これらを総合すると、早崎瀬戸から持続的に輸送される栄養塩を利用し植物プランクトンが増殖、さらに夏季には成層が強化されるとともに、中層に早崎瀬戸由来の水が流入することで、下層高密度水塊の滞留性が増加し、貧酸素化が進行しやすくなる。そして、下層での有機物分解に伴う栄養塩の再生も加わることで、植物プランクトン増殖は夏季の期間において持続し、下層への有機物供給が持続されることで貧酸素化が進行すると考えられる。

橘湾奥部小浜沖における海底湧水が湾内の栄養塩濃度に及ぼす影響については、小浜沖の噴気が見られた測点で、海底付近から中層にかけてアンモニウム塩、溶存ケイ酸、リン酸塩濃度が高くなっていったことが分かった。アンモニウム塩や溶存ケイ酸は小浜温泉水にも高濃度で含まれており、特に溶存無機窒素の還元的な化学種であるアンモニウム塩が高濃度で存在したことから、



図(4)-13. 橘湾奥部の東西ライン(上)および南北ライン(下)における2012年6~9月の栄養塩濃度(µM)の鉛直断面図



図(4)-14. 橘湾奥部における2013年7月の栄養塩濃度(μM)の鉛直断面図(左)と、6~9月の硝酸塩(μM)とクロロフィル a 濃度($\mu\text{g/L}$)の分布の対応(右)

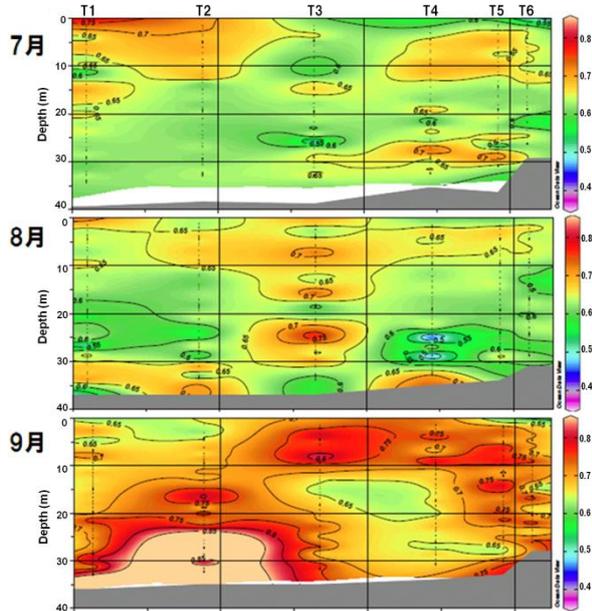
これらの栄養塩が海底湧水に由来していた可能性が高いと考えられる。橘湾の広い範囲で夏季に水柱の栄養塩が枯渇していたことを考慮すると、温泉水や海底湧水からの栄養塩の供給は、夏季の湾奥部の植物プランクトン生産を支える重要な要因となっていると思われる。

7) 光合成活性

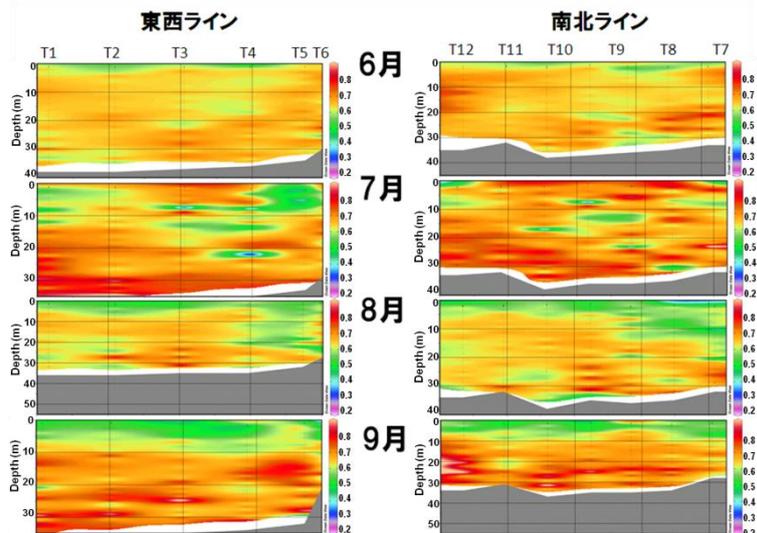
植物プランクトンの光合成活性について、その指標となる光合成系IIの光利用効率(F_v/F_m)を水中クロロフィル可変蛍光光度計により測定した。 F_v/F_m は植物プランクトンの光合成の潜在能力もしくは栄養塩制限の指標としてよく用いられるパラメーターで、その最大値は一般的に0.6~0.8であるが、栄養制限などにより光合成活性が落ちると値は低くなる。橘湾の鉛直分布をみると、海底湧水の影響を受けていたと予想される噴気地点近傍の測点では、海底付近でも0.6前後の高い値となっており、植物プランクトンの光合成の潜在能力は水柱全体を通して高くなっていた様子が伺えた。一方、海底湧水の影響をあまり受けていなかったと思われる測点では、値のばらつきが大きいですが、表層付近で0.4前後の低い値となっていた。この違いは、小浜沖で温泉水や海底湧水からの栄養塩供給があったのに対して、他の測点では栄養塩が不足していたことを反映している可能性がある。

2012年7~9月の橘湾の東西ラインにおける F_v/F_m の鉛直断面図(図(4)-15)をみると、表層付近では硝酸塩がほぼ枯渇していたにも関わらず0.7前後の高い値を示し、植物プランクトンの多かった15~20 m層付近でも0.5~0.7の比較的高めの値がみられた。また、2013年の観測においても、7~8月にクロロフィル極大が認められた10~20 m層で F_v/F_m の値が高かった(図(4)-16)。従って、夏季の植物プランクトン群集は硝酸塩が不足気味ではあるものの、再生したアンモニウム塩などを利用して比較的高い光合成能力を維持していたことが明らかになった。但し、温泉水・海底湧水の影響が示唆された9月の測点6の中層では、周囲と比べて値がやや低くなる傾向が認められた。なお、9月の下層の一部で0.8以上の異常に高い値が出ているが、これはクロロフィル濃度が非常

に低い貧酸素水塊内の計測値でノイズが大きかったことによるもので、現場の植物プランクトンの活性を反映しているわけではない。



図(4)-15 橘湾奥部の東西ラインにおける2012年7～9月の植物プランクトンの光合成活性（光化学系IIの利用効率： F_v/F_m ）の鉛直断面図



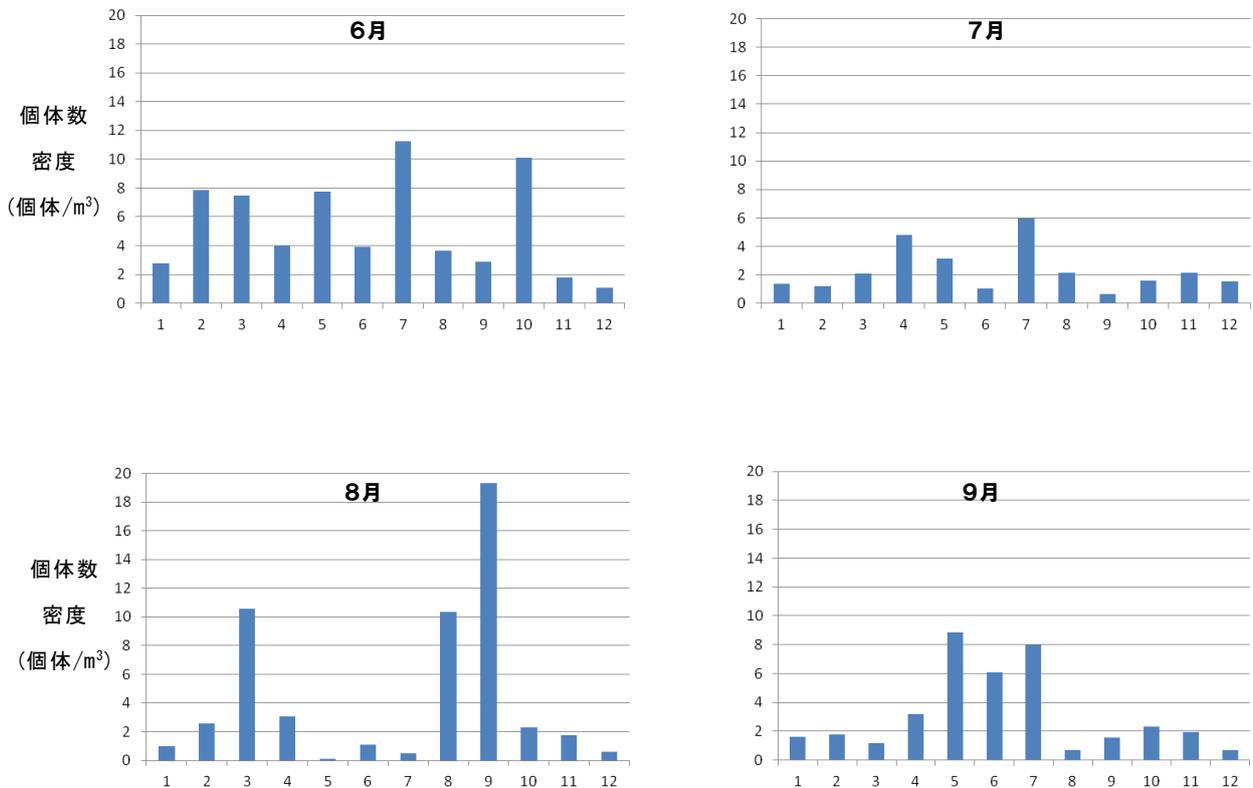
図(4)-16 橘湾奥部の東西・南北ラインにおける2013年6～9月の光合成活性（ F_v/F_m ）の鉛直断面図

8) スナモグリ幼生の分布

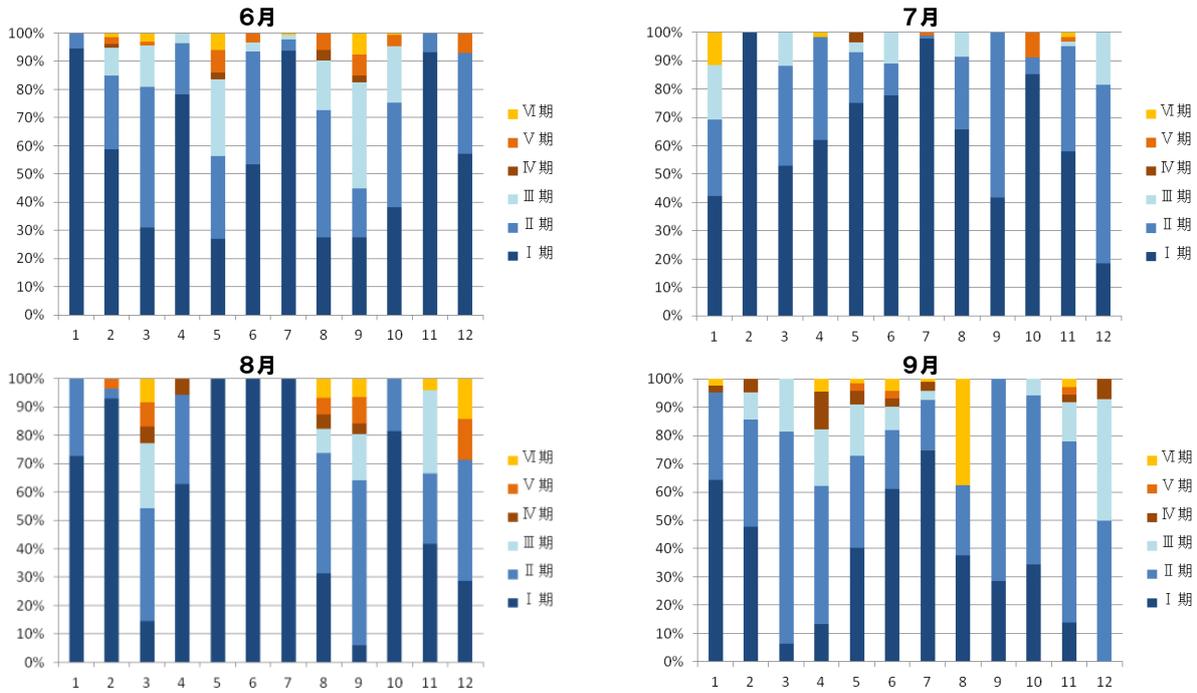
2012年における各月のスナモグリ浮遊幼生の個体数密度については、6月は測点7および10でそれぞれ11個体/ m^3 および10個体/ m^3 と高く、北側や中央付近にかけて分布が集中していた(図(4)-17)。7月は測点7(6個体/ m^3)や測点4(5個体/ m^3)で高く、北側や中央付近に分布が偏っていた。8月は測点9(19個体/ m^3)、測点8(10個体/ m^3)、測点3(11個体/ m^3)で高くなっており、主に北よりの中央付近に分布していた。9月は、測点7(8個体/ m^3)、測点6(6個体/ m^3)、測点5(9個体/ m^3)となり北側や東側で高い値を示した。橘湾には、有明海周辺の干潟域に分布する大型十脚甲殻類であるスナモグリの浮遊幼生が輸送されていることはこれまでも知られていたが、今回の観測結果より、橘湾のかなり奥部にも輸送されていることが明らかとなり、その密度は最大で約20個体/ m^3 になることが分かった。また、分布パターンは均一ではなく湾奥中央や奥部に集中する傾向が

見られたが、これは前述のように、反時計回りの残差流の影響を受け、その中心付近に幼生が集められたことに起因すると推測される。

スナモグリ幼生の成長段階別の出現割合をみると、2012年9月の測点8を除いて、スナモグリゾエアⅠ期からⅢ期までの成長段階初期の幼生が70%以上を占めていた(図(4)-18)。さらに、6月の測点1、4、11、7月の測点2、3、6、8、9、12、8月の測点1、5、6、7、10、9月の測点3、9、10では成長段階の進んだゾエアⅣ期以降の幼生の出現が確認されなかった。しかし、それらを除いては、約30%以下の割合ではあったがゾエアⅣ期以降の成長段階の進んだ幼生も出現していた。塩分32前後で飼育したスナモグリ幼生の生残に適した水温域は21℃付近にあるが、スナモグリ幼生の主な生育場である天草沖の測点46の垂表層クロロフィル極大層(深度30~40 m)と橘湾奥部底層の水温、塩分を比較してみると、橘湾奥部の水温22.3℃は測点46の19.8℃より約2.5℃高いものの幼生が十分に生残できる環境にあり、また塩分32.3は測点46の33.9より約1.6低い程度で、生残に大きな影響は及ぼさないと考えられる。過去に行われた橘湾奥部のスナモグリ浮遊幼生の分布調査では、成長段階初期のゾエア幼生Ⅰ期とⅡ期のみが出現し、長段階後期のゾエア幼生Ⅴ期は確認されなかったことが報告されているが¹⁰⁾、今回の観測では橘湾奥部においても成長段階後期の個体が出現することが明らかとなり、その出現比率は、約0~30%で変動することが示された。このことから、橘湾奥部に成長段階の進んだ個体が輸送されている可能性に加え、橘湾奥部が成長段階後期まで成長可能な環境であったことが示唆される。

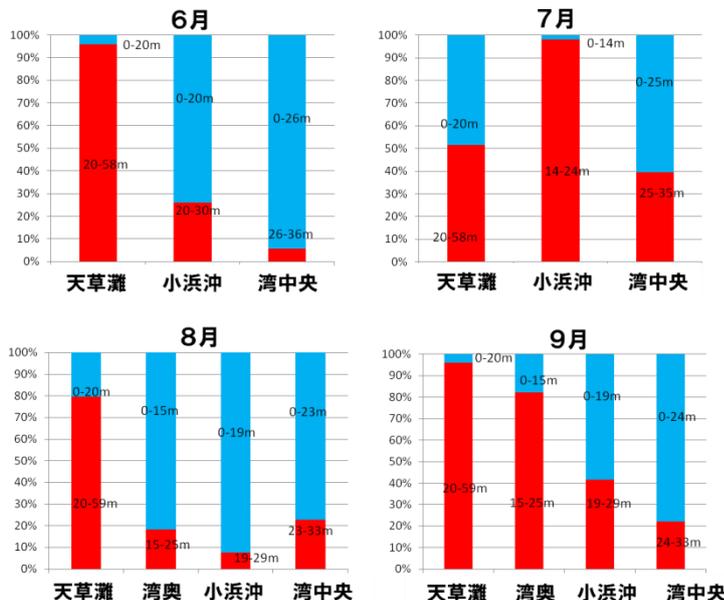


図(4)-17. 橘湾奥部の各測点における2012年6~9月のスナモグリ幼生の水柱個体数密度



図(4)-18. 橘湾の各測点における2012年6～9月のスナモグリ幼生I～VI期の出現割合

天草灘においては、スナモグリ浮遊幼生期は水深20～60mの範囲で鉛直移動を行うことが知られている¹¹⁾。この水深は密度躍層と有光層よりも深い場所であることが示されている。橘湾奥部の水深は約30mであるため、この鉛直分布からは夏季に貧酸素化が見られる海底付近に幼生が分布することが予想される。しかし今回の観測では、そのような一貫した分布パターンは確認されず、天草灘とは異なる要因で分布を決定していることが示唆された。2013年に実施された各地点の層別計数結果についてみると、6月や8月は比較的表層に分布が集中する傾向が認められたが、7月の湾奥東や、9月の湾奥北では、海底上10mまでの層に分布が集中していた(図(4)-19)。橘湾奥部における海底上10mは、溶存酸素濃度の低下が見られた水深である。特に10m以深で溶存酸素濃度の低下が認められた9月の湾奥北測点について見ると、水柱全体の個体数の約80% (176個体) が海底上10mに存在していた。このことから、現場の溶存酸素濃度はスナモグリ浮遊幼生の分布水深を決定づける主要な要因になっていなかったと推察される。

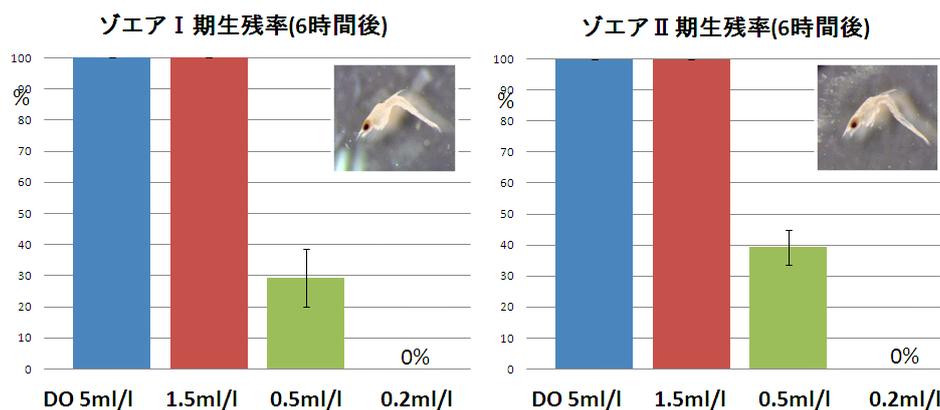


図(4)-19. 橘湾の湾中央、湾奥、小浜沖および天草灘における表層(水色)と海底上10m (赤) のスナモグリ幼生の分布割合

9) スナモグリ幼生の貧酸素耐性

橘湾奥部において夏季に貧酸素化していた底層にスナモグリ幼生が分布していたことから、スナモグリ幼生の貧酸素への耐性について室内実験により検討した。その結果、ゾエア幼生Ⅰ期では6時間飼育後の生残率が溶存酸素濃度0.5 ml/Lで29%、ゾエア幼生Ⅱ期でも同濃度で39%に低下したが、橘湾の海底直上で観測された1.4~1.5 ml/L程度の溶存酸素濃度には耐えられることが確認された(図(4)-20)。ただし、スナモグリの浮遊幼生期はⅥ期までであり、Ⅱ期に比べてⅤ期には体サイズが約2倍に大きくなることから、成長に伴い酸素要求量が増加する可能性もある。このため、スナモグリ浮遊幼生に貧酸素が及ぼす影響をより正確に理解するためには、浮遊幼生期Ⅲ期からⅥ期までにおいて同様の実験を行うことが必要である。

カニ類やエビ類など甲殻類の浮遊幼生はイソギンチャク、二枚貝、ウニに比べると貧酸素環境に対して脆弱であることが報告されており¹²⁾、本研究で明らかになったスナモグリのゾエア幼生Ⅰ期・Ⅱ期の貧酸素耐性は、カニ類と同程度であった。将来的には、海洋の温暖化に伴って成層が強化すると、橘湾奥部の底層における溶存酸素濃度がさらに低下する可能性もあることから、スナモグリ幼生を始めとする甲殻類浮遊幼生の生残と貧酸素化の関係については、引き続き注視していく必要がある。



図(4)-20. スナモグリ幼生ゾエアⅠ期とⅡ期の0.2~5 ml/Lの溶存酸素濃度下における6時間後の生残率

10) スナモグリ幼生の墓場仮説の検証

本研究では、温泉水や海底湧水に含まれる還元性化学物質がベントス幼生に致命的に作用するとのスナモグリ幼生の墓場仮説を検証するため、還元性化学物質・微量金属貧酸素水塊等の動態を解明し、ベントス浮遊幼生の個体群の拡大・縮小に及ぼす影響の評価を行った。その結果、温泉水や海底湧水に含まれる還元性化学物質の拡散は小浜沿岸域に限定されていたことから、還元性化学物質がベントス浮遊幼生に直接影響を及ぼす可能性は低いと考えられた。むしろ貧栄養な初夏には、海底湧水が局所的な栄養塩の供給源となり、植物プランクトン増殖に寄与していたものと思われる。6月頃以降には、早崎瀬戸由来の栄養塩を含む海水が湾奥部に流入し、その栄養塩供給を受けて植物プランクトン（珪藻など大型種が優占）の増殖を促進していた。この有機物が沈降し、湾中央付近や湾奥部の海底付近に滞留していた高密度水中で分解されることにより貧酸素化が進行することが明らかになった。しかし、スナモグリ幼生は湾内に広く分布し、成長段階の進んだ個体も出現するとともに、溶存酸素濃度の低い底層にも認められ、幼生の生残に対する

貧酸素の影響は大きくないと考えられた。従って、橘湾奥部の海洋環境としては、水温がやや高めであるものの、餌資源となる植物プランクトンの存在量や光合成活性は大きく、幼生は十分に成長し得ると判断され、スナモグリ幼生の墓場仮説は否定された。ただし、成長した幼生の干潟への回帰に際して、湾奥部の還流（反時計回りの残差流）や、高水温に伴う成長と潮汐周期のずれが妨げになる可能性があることから、幼生輸送のシミュレーションモデルによって確認することが今後の課題である。

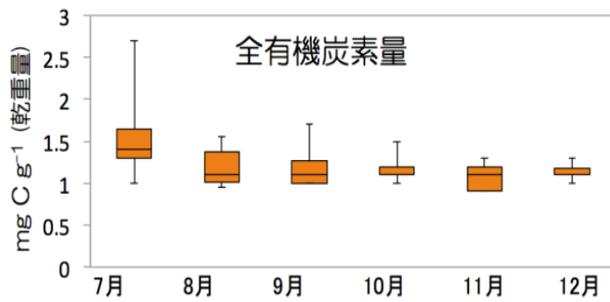
(5) 和田 実

1) 干潟堆積物中の有機物量および全細菌数

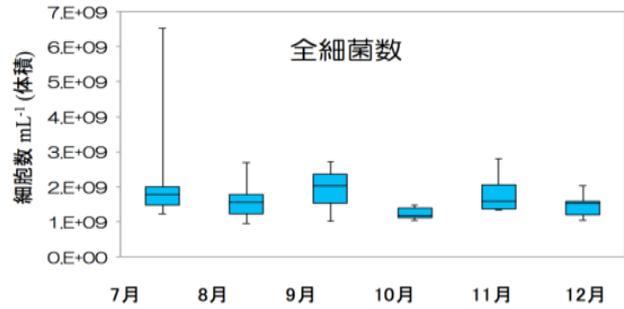
2011年における全有機炭素量と全細菌数の結果を図(5)-1, 2 に示した。全有機炭素量は7月のスナモグリ高密度帯・非巣穴部の全有機炭素量は干潟の2.6mg/gであったが、その他の地点では、0.9から1.9mg/gの範囲で推移した。全細菌数の最大値は7月の高密度帯・非巣穴部において見られ、堆積物1mlあたり 6.5×10^9 細胞数/mLだったが、それ以外の地点では、 9.5×10^8 細胞数から 2.8×10^9 細胞数で推移した。試料の採集月、密度、巣穴の有無と全細菌数、全有機炭素量で一元配置分散分析を行ったところ、高密度帯の全有機炭素量は中密度帯よりも高く ($p < 0.05$)、低密度帯よりも高い傾向を示した ($p < 0.001$) (表(5)-1)。一方、採集月と巣穴の有無によって、全有機炭素量に有意な差は見られなかった。全細菌数については、採集月、密度帯、巣穴の有無のいずれにおいても有意な差は見られなかった。2012年での全有機炭素量は乾燥堆積物1gあたり1mgから5.1mgの範囲で推移した。全細菌数は堆積物1mLあたり 5.1×10^8 細胞数から 3.3×10^9 細胞数で推移した。月、密度、巣穴の有無、深度と全細菌数、全有機炭素量で一元配置分散分析を行ったところ、密度に応じて全有機炭素量に変動が見られ ($p < 0.02$)、特に高密度帯で、低密度帯より全有機炭素量が高いことが示された (Post-Hoc HSD, $p < 0.02$)。2011年7月の高密度帯・非巣穴部が、他の試料と比べて約2倍の有機炭素含量と約4倍の全細菌数を示したことから、富岡湾干潟における細菌現存量が有機物供給によって制限されている可能性が示唆された。同年7月の高密度帯・非巣穴部の堆積物が高い有機炭素量を示した理由は不明だが、試料採集時に高密度帯付近の干潟表面にはアオサ群集が大量に漂着しており、漂着したアオサから易分解性有機物が堆積物細菌群集へ供給された可能性がある。これらの結果から、富岡湾干潟の堆積物は、有機物含量や細菌現存量の季節的変動が見かけ上小さいが、一過性の有機物供給によって細菌数も大きく増加するような動的な場であることが示唆された。一方で、干潟はそうした有機物量と細菌数の増加の後、比較的速やかに定常状態に戻る性質を備えた環境であることも示唆された。増加した細菌現存量を減らす作用として、原生生物など捕食者の存在や、ウイルスによる溶菌などが考えられる。有機物含量が高密度帯において他の場所と比べて高い傾向が認められたが、高密度帯が岸よりであり、人為起源の有機物や無機栄養塩類の供給を受けやすい条件になっている可能性がある。

表5-(1). 2011, 2012年度における全細菌数、全有機炭素量と一元配置分散分析の結果

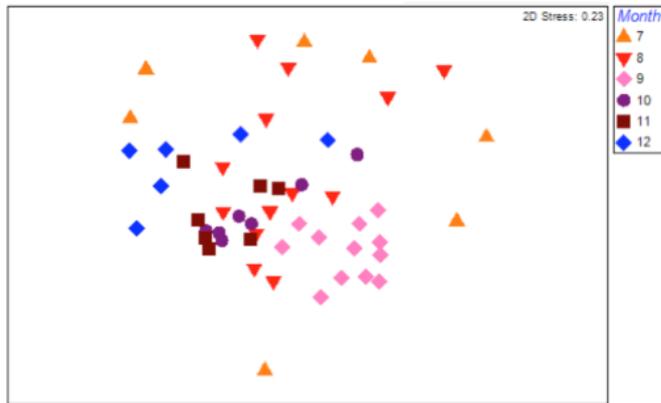
	月		密度		巣穴の有無		深度	
	U	p	H	p	H	p	U	p
2011全有機炭素量	2.49	0.055	8.842	< 0.001	0.398	0.532	-	-
全細菌数	1.318	0.279	0.76	0.476	0.257	0.616	-	-
2012全有機炭素量	47.5	0.877	16.381	< 0.001	0.843	0.656	53.5	0.817
全細菌数	39.5	0.449	0.949	0.622	0.145	0.93	39.5	0.449



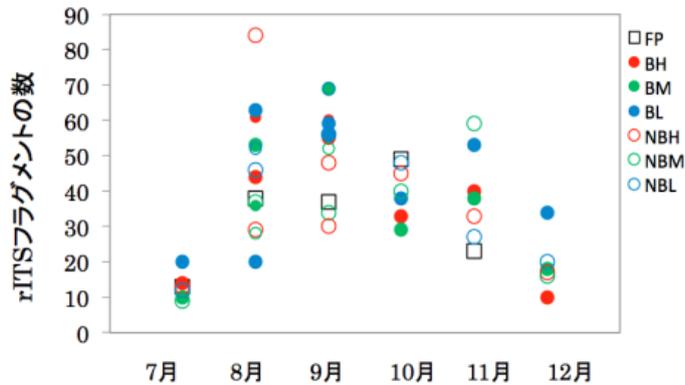
図(5)-1. 2011年度における全細菌数



図(5)-2. 2011年度における全有機炭素量



図(5)-3. 2011年度の各採集月（7-12）における富岡湾干潟堆積物細菌群集のMDSプロット



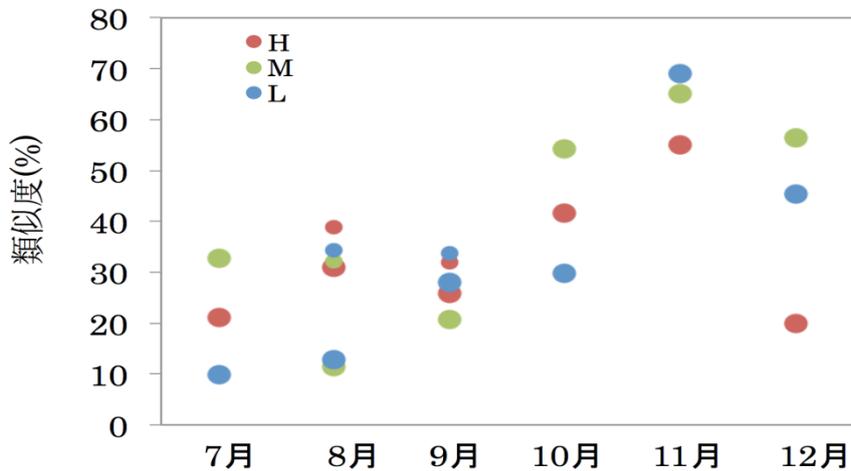
図(5)-4. 2011年度の各採集月における細菌群集のrITSフラグメント数

2) 富岡干潟堆積物における細菌群集構造：採集月ごとの変動

干潟堆積物における細菌群集構造の時間的(季節的)変動をARISA手法によって解析したところ、2011年の7月から12月までの試料については、採集月に堆積物中の細菌群集構造が有意に異なることが示された (ANOSIM $R=0.248$, $p<0.002$) (図(5)-3)。この群集構造の変化の詳細を明らかにするため、種の豊かさを示す指標として、rITSフラグメント数と巣穴・非巣穴の群集間の類似度の変動を7月から12月まで月別に比較した。その結果、前者は7月から8月にかけて増加し、11月から12月にかけて減少する傾向を示し(図(5)-4)、特に7月と12月のOTU数は、他の月とは有意に異なった (ANOVA, $p<0.05$)。巣穴・非巣穴間の類似度は7月から9月までの群集よりも10月から12月までの群集の方で、高い値を示した (図(5)-5) (Mann-Whitney U 検定, $p<0.01$)。

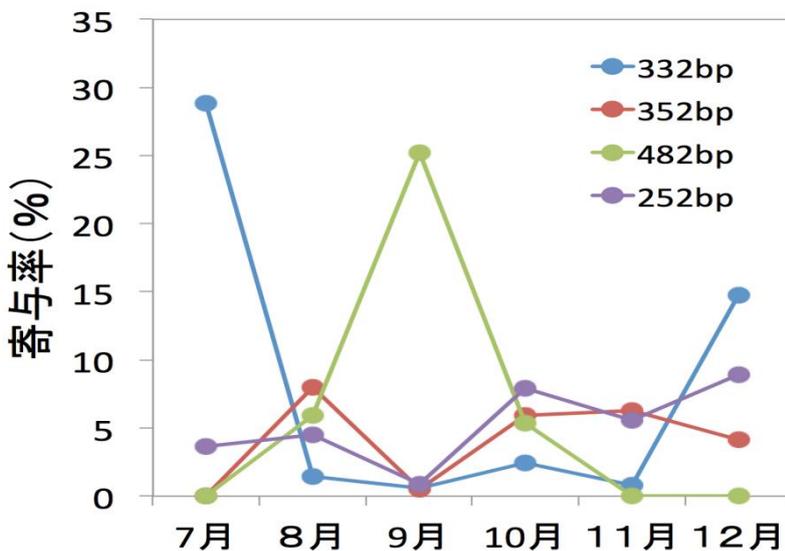
採集月ごとのサンプルに見られる細菌群集を特徴づける主要なrITSフラグメントを明らかにす

るため、個々のフラグメントの類似度百分率（各月における細菌群集の類似度に対する各フラグメントの相対的な寄与率（%））をSIMPER解析によって求めたところ、332bpと482bpのrITSフラグメントの寄与が7月と9月でそれぞれ25%を超える大きな値を示し、両者の寄与率の変動パターンが逆転していることが分った（図(5)-6）。332bpのrITSフラグメントの寄与率は7月と12月に高く、それ以外の月に低くなり、月ごとのrITSフラグメント数（平均値）との間に有意な負の相関を示した($r = 0.861$, $p < 0.01$)。



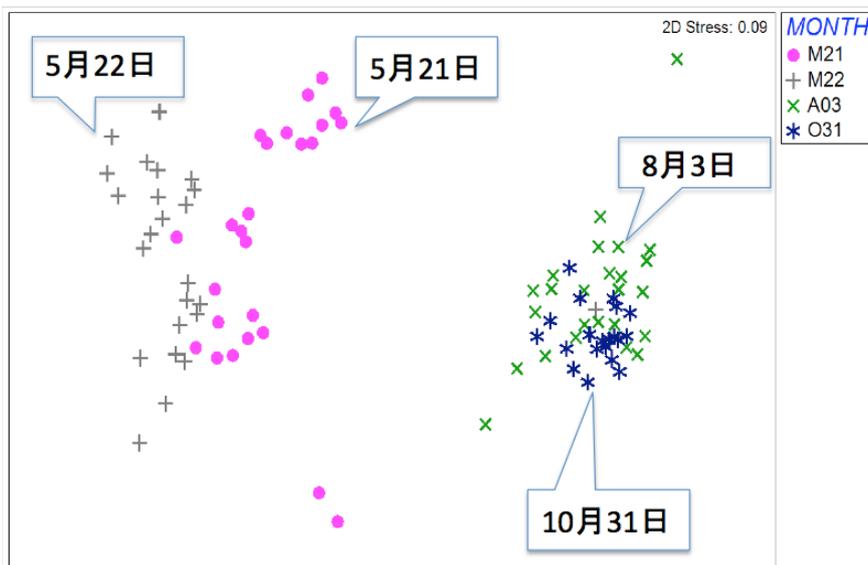
図(5)-5. 2011年度の各採集月における細菌群集の類似度。H：スナモグリ高密度帯、M：中密度帯、L：低密度帯

これらの結果は、富岡干潟の細菌群集構造が季節的に変動し、特に夏と冬で巣穴と非巣穴間の差が大きく異なることを示唆している。つまり夏には両者の差が大きく、冬は差が小さくなるという違いが示された。また、特定のrITSフラグメントに代表される細菌種が干潟環境で存在量を変化させていることも示唆された。332bpのrITSフラグメントに代表される細菌種は、全体のOTU数が低いときに寄与率が顕著に高いが、482bpのフラグメントをもつ細菌種は群集全体の種の豊かさが高い時期にもっとも高くなるという挙動を示し、両者の生理活性や生態学的な特性が対照的であることが示唆された。



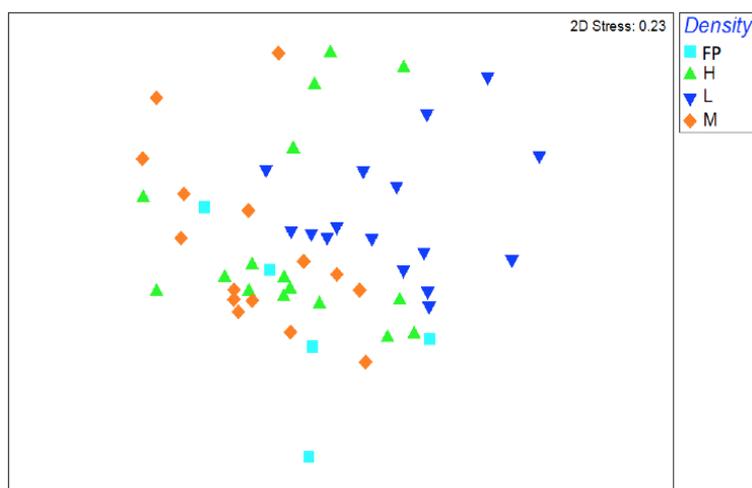
図(5)-6. 2011年の各採集月における細菌群集の主要なrITSフラグメント(252, 332, 352, 482 bp)の寄与率(%)

同様に2012年の5月21日と5月22日、8月3日および10月31日に採取した干潟堆積物試料の細菌群集構造を比較したところ、5月と8、10月の間で大きく2群に別れるとともに (ANOSIM, $R=0.868$, $p<0.01$)、5月の連続する2日間(5月21日および22日)でも2群に分かれることがわかった (ANOSIM $R=0.245$, $p<0.05$) (図(5)-7)。SIMPER解析の結果、5月には、89bpのrITSフラグメントがほぼ見られなかったのに対し、8月にはその寄与率が75.92%、10月には94.69%と極めて高い値を示した。これらの結果は、干潟における細菌群集構造が季節的に大きく変動することを2011年の結果と同様に示すものであり、春から夏にかけて、巣穴と非巣穴間の細菌群集の非類似度は大きく、秋から冬にその値が減少することは毎年繰り返されているものと考えられる。ただし、その細菌群集を構成する優占的な細菌種は、月ごとに大きく変動し、年を超えて維持される可能性は乏しいと考えられた。さらに、2012年5月の連続する2日間でも細菌群集構造が有意に異なったことは、干潟堆積物中の細菌群集構造の変化が少なくとも1日単位で起こりうることを示している。



図(5)-7. 2012年の採集月日ごとの細菌群集のMDSプロット

3) 富岡干潟堆積物における細菌群集構造：採集場所ごとの変動

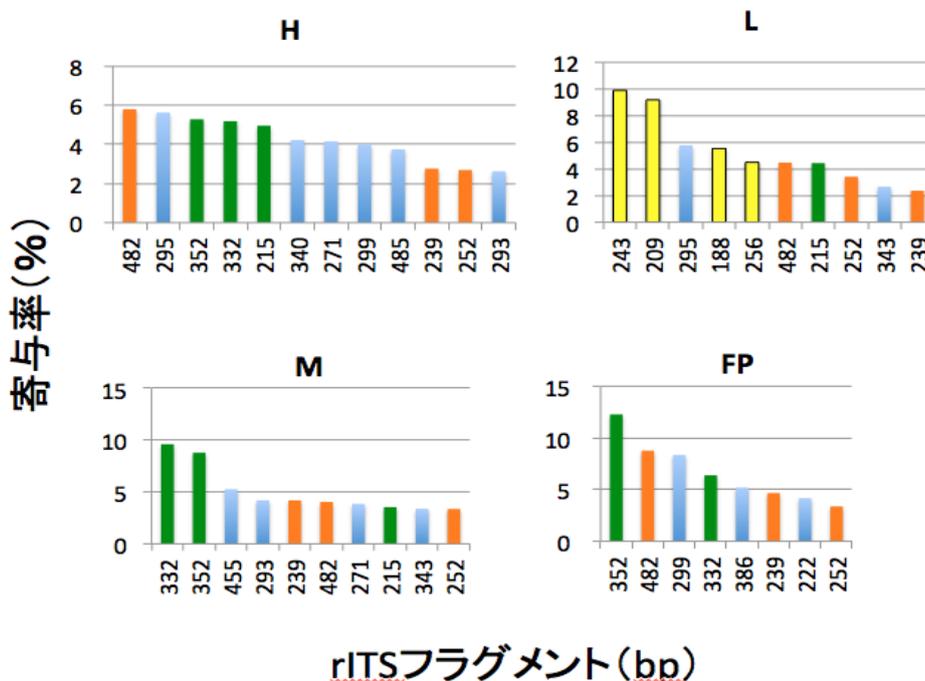


図(5)-8. 2011年のスナモグリの各分布密度帯における細菌群集構造のMDSプロット。H：高密度帯、M：中密度帯、L：低密度帯、FP：アカエイの摂餌痕。

富岡湾干潟の各スナモグリ密度帯による細菌群集構造の違いを調べたところ、2011年にはスナモグリの低密度帯とその他の場所（高密度帯、中密度帯およびアカエイの食痕）で細菌群集構造が有意に異なった（図(5)-8;ANOSIM, $R>0.2$, $p<0.01$ ）。2012年においても同様に、低密度帯の細菌群集構造は、高密度帯と有意に異なることが明らかとなった（ANOSIM, $R>0.07$, $p<0.05$ ）。これらの結果は、富岡湾干潟において堆積物細菌群集構造の受ける影響が、スナモグリの生息密度に応じて変化することを示唆するとともに、生息密度が50個体/平方メートルを超えると、その影響には顕著な違いが見られなくなる可能性を示している。

これまでにスナモグリと対比される甲殻類の一種、アナジャコ *Upogebia pugettensis* において、その生息密度が高くなるにつれて、堆積物からの無機炭素フラックスと窒素フラックスが上昇する傾向が示されているが¹⁾、富岡湾干潟においても、スナモグリの生息分布密度が巣穴を介した物質循環速度に直接影響を与える可能性は高い。しかし、これまでのところ、巣穴分布密度が細菌群集構造にどのような影響を与えるのかについて定量的な知見はない。

スナモグリの各密度帯およびアカエイの摂餌痕でSIMPER解析を行い、それぞれの地点における細菌群集を特徴づける類似度百分率の高いrITSフラグメントを抽出したところ、高密度帯で寄与が高い順に482, 295, 352および332bpのrITSフラグメント、中密度帯では332, 352および455bp、低密度帯では243, 209, 295および188 bpとなった。エイによる摂餌痕では、352, 482, 292, 322および386 bpであった（図(5)-9）。このうち、482bpは高密度帯、中密度帯、低密度帯およびエイの摂餌痕を含め、全ての堆積物サンプルに共通して見られた。332bpおよび352bpは高密度、中密度およびエイの摂餌痕でその寄与率が高く、低密度帯では243bpと209bpの寄与が顕著であった。



図(5)-9. 2011年における各地点を代表するrITSフラグメント。H：スナモグリ高密度帯、M：中密度帯、L：低密度帯、FP：アカエイによる摂餌痕。縦軸はSIMPER解析で求めた寄与率（%）、横軸はrITSフラグメントのサイズ(bp)。橙は4地点すべてに見られたもの、緑はいずれかの3地点で見られたもの。黄色は低密度帯にのみ出現したもの。

2012年は89bpのrITSフラグメント数の寄与率が突出して高く、高密度帯で50.3%、低密度帯で48.2%、アカエイの摂餌痕で31.5%となった。また2011年に高い寄与率を示したrITSフラグメントの多くは、2012年度には見られず、他のサイズフラグメントが多く出現していた。それぞれの細菌群集構造に優占的に寄与するrITSフラグメントは2011年と比べて少ない傾向を示し、年ごとに

細菌種の出現パターンは大きく異なることが示唆された。

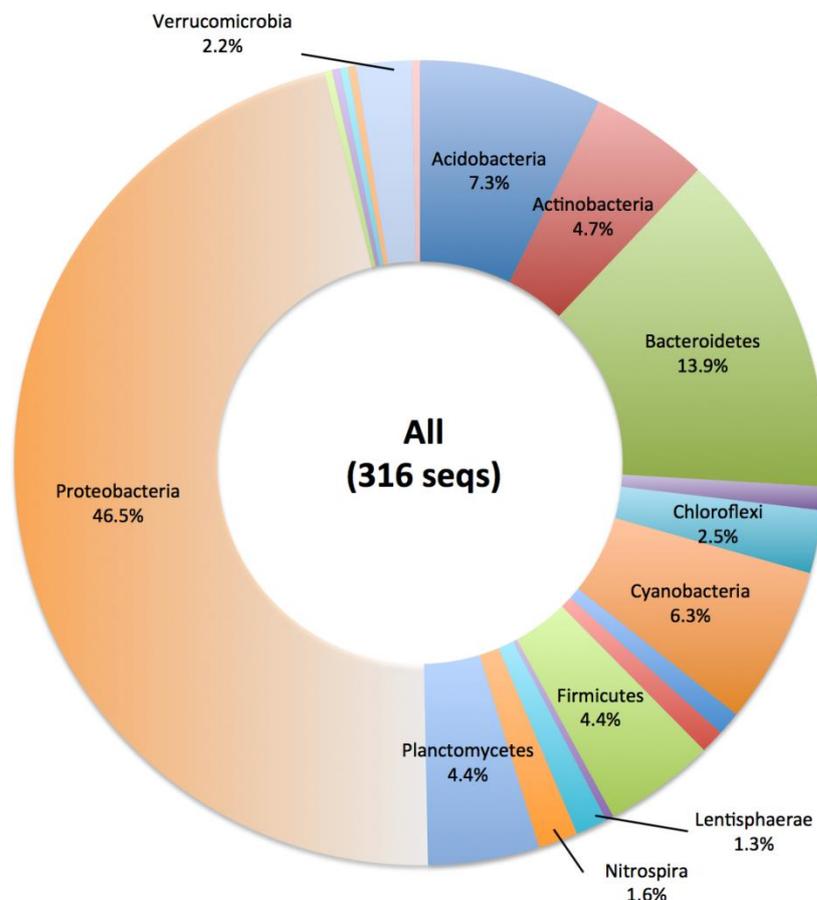
一方、2011年および2012年の解析結果から堆積物のスナモグリ巣穴部と非巣穴部の細菌群集構造には有意な差は見られなかった (ANOSIM₂₀₁₁ $R=-0.018$, $p=0.726$ 、ANOSIM₂₀₁₂ $R=-0.011$, $p=0.696$)。またアカエイの摂餌痕との比較においても、巣穴部と非巣穴部でそれぞれ有意な差は無かった (ANOSIM_{エイ-巣穴} $R=-0.009$, $P=0.519$ 、ANOSIM_{エイ-非巣穴} $R=0.012$, $p=0.411$)。さらに鉛直方向での差異は、少なくとも5cmまでの亜表層までは有意ではなかった。

ARISA手法によって観測された細菌群集構造の変動パターンが、どのような環境因子と関連しているのかを明らかにするために、水温、塩分との相関解析を行った。富岡湾干潟の水温と塩分の変動パターンは毎年ほぼ一定しているため、実際には2010年に富岡湾干潟で記録されたデータを用いた。また、この干潟域は毎年冬季に北からの卓越風が強化され、干潟堆積物が波浪による攪拌を強く受けることが経験的に知られている。そこで、2011年の風速 (干潟から東南東に約17kmの本渡地区のデータ) も解析に加えた。その結果、細菌群集のrITSフラグメント数 (OTU数) と水温に有意な正の相関が見られたが ($r=0.40$, $p<0.01$)、富岡湾干潟付近で冬季に強まる月別の風速に対しては負の相関を示す傾向が見られた ($r=-0.27$, $p<0.05$)。また、スナモグリ巣穴と非巣穴の類似度と、これらの環境因子と関連を見たところ、水温および塩分と負の相関を示したが (水温: $r=-0.77$, $p<0.04$; 塩分: $r=-0.78\sim-0.81$, $p<0.05$)、風速との有意な相関は認められなかった ($p<0.05$)。一般に、水温上昇は海水中の細菌群集の生理活性を高め、増殖を促進する。そのような状況では、堆積物中の微小環境においても細菌群集全体の有機物利用能力が増大すると、多様な細菌が増殖しはじめ、結果的に細菌群集の多様性指数も増加すると考えられる。

以上のARISA解析に加えて、2011年の干潟堆積物に由来する真正細菌群集の16S rRNA遺伝子クローニング解析を実施し、全316クローンを得た。このうち、Proteobacteria門が46.5%を占め、次いでBacteroidetes門が13.9%、Acidobacteria門が7.3%、Cyanobacteria門が6.3%を占めた (図(5)-10)。また、Proteobacteria門の147クローン中、Gammaグループが56%、Deltaグループが23%、Alphaグループが20%、betaグループが1%であった。また、7月と8月の群集を夏季の群集、12月を冬季の群集とし、この2つの群集を比較したところ、夏季の群集と冬季の群集組成に有意な差は認められなかった (Mann-Whitney U 検定, $p>0.1$)。Proteobacteria門は巣穴の有無や密度帯によらず、すべての場合に最もクローン数が多く出現し、2番目以降に出現するBacteroidetes門、Acidobacteria門、Actinobacteria門、Cyanobacteria門のクローン数とは有意に異なり

(Kruskal-Wallis検定, $p<0.01$)、全316クローンでの出現割合とほぼ同様のパターンを示した。

干潟堆積物の細菌群集において、ガンマおよびデルタプロテオバクテリアが優占的に存在しているとの報告は多く²⁾、本研究の結果もそうした過去の知見を支持するものである。とりわけガンマプロテオバクテリアは多くの海洋動物の常在細菌群としても知られ、多彩な有機物利用能力を持っている。また、デルタプロテオバクテリアは窒素固定能をもつ硫酸還元細菌の種類を多く含み、干潟堆積物におけるイオウ循環ならびに窒素循環に関与している可能性がある。



図(5)-10. 2011 年度における 16SrRNA クローン解析の結果

4) 干潟の浄化機能の指標としての微生物群集呼吸活性：スナモグリ分布パターンとの関わり

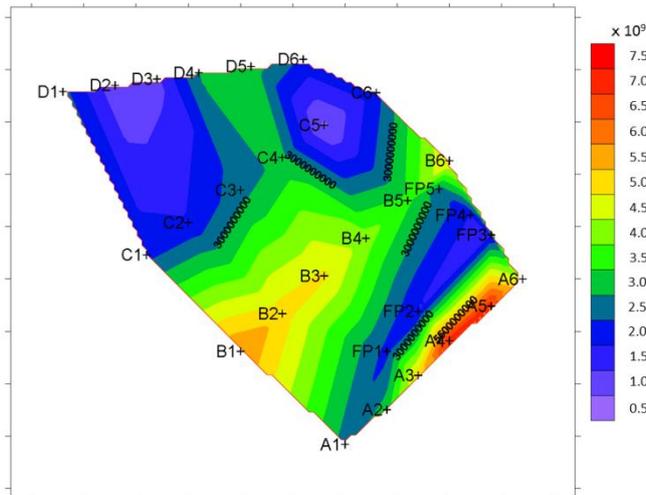
2013年7月の富岡湾干潟表面の全観測点 (n=24) における全細菌数は $1.1 \times 10^9 \sim 7.4 \times 10^9$ cells/mLの範囲にあり (図(5)-11)、クロロフィル量は0.3~1.4mgChla/gであった (図(5)-12)。両者には有意な正の相関がみられたが ($r=0.48, p<0.05$)、スナモグリの個体数密度とは相関は無かった。

堆積物表層の全細菌数は、堆積物粒子の周囲の水中微生物群集呼吸活性 (WOC-W: 図(5)-13) との間にも、有意な正の相関を示した ($r=0.41, p<0.05$)。一方、堆積物粒子上の微生物群集呼吸活性 (WOC-S: 図(5)-14) はスナモグリの分布密度との間に有意な負の相関を示した (図(5)-15; $r=-0.412, p=0.046$)。

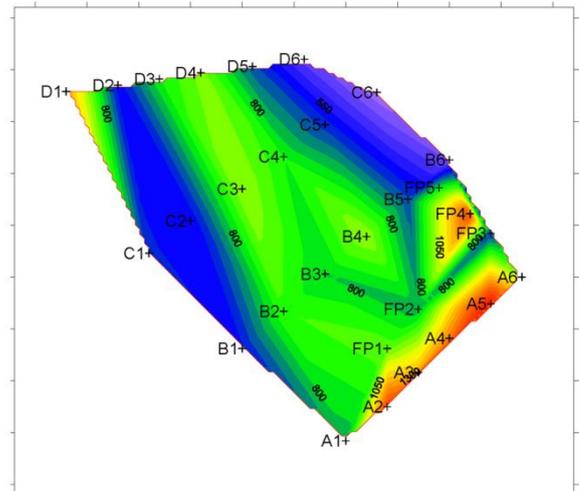
WOC-Wは、ホルマリン添加後にも堆積物周囲の水中に残存する化学的なINT還元活性 (COC-W) の値と比べて有意に高く (Mann-Whitney U 検定, $p<0.05$)、堆積物と混ぜ合わさった水中ではおもに細菌群集の呼吸作用によってINT還元が起きていると考えられた。

一方、WOC-Sはホルマリン添加後も堆積物粒子に残存する化学的なINT還元活性 (COC-S) の値との間に有意差はなかった (Mann-Whitney U 検定, $p>0.3$)。これらの結果から、スナモグリの分布密度が高いほど、表層堆積物粒子に残存する反応性の高い還元性物質 (おもに硫化物) は少なくなることが示唆され、スナモグリの基質攪拌作用が干潟表層を好氣的に維持する役割を果たして

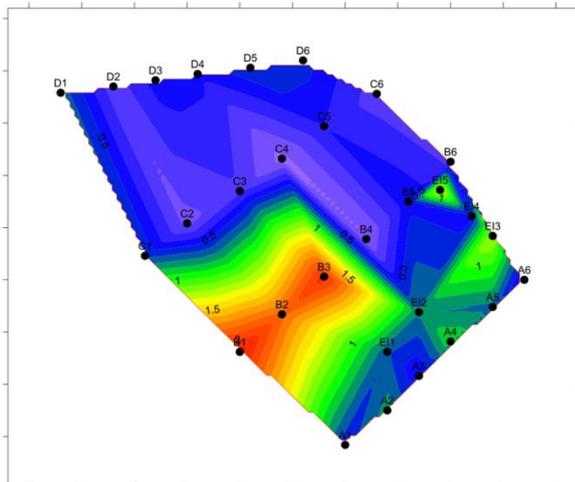
いることが示唆された。



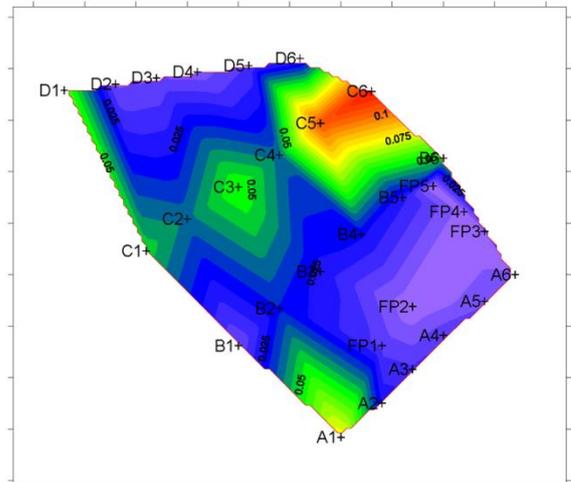
図(5)-11. 2013年7月の干潟表層における全細菌数(細胞/ml)



図(5)-12. 2013年7月の干潟表層におけるクロロフィルa量(µg/g)



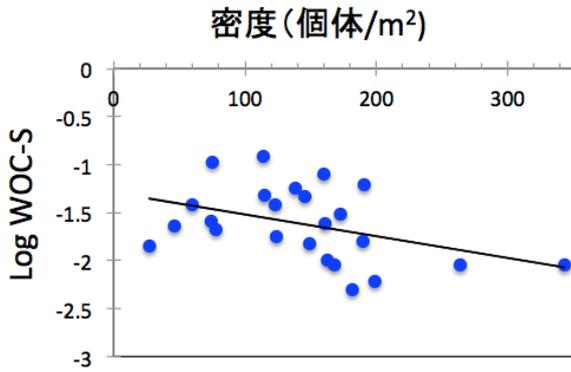
図(5)-13. 2013年7月の干潟表層におけるWOC-W(µmolO₂/g/day)



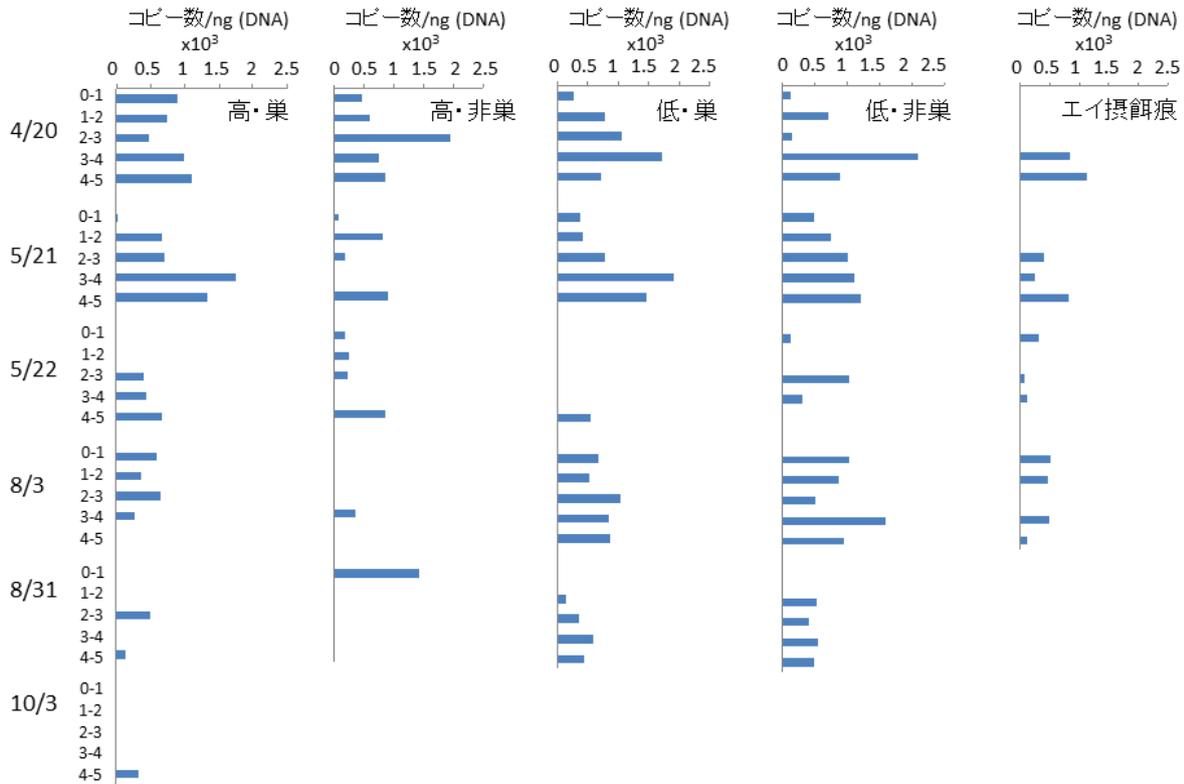
図(5)-14. 2013年7月の干潟表層におけるWOC-S(µmolO₂/g/day)

5) 富岡湾干潟における硝化細菌の遺伝子多様性と分布

2012年に富岡湾干潟から採取した表層堆積物を用いてDNAを抽出し、アンモニア酸化細菌がもつアンモニアモノオキシゲナーゼをコードするamoA遺伝子をクローン化した(表(5)-2)。配列解析の結果、198クローン中すべてがベータプロテオバクテリアに由来すると推定された。そのなかでも、全クローンの50%以上がChecker805として登録されているアンモニア酸化細菌由来のamoAクローンであった。これはハワイのサンゴ礁域の砂質海底からクローン化されたamoA遺伝子であり³⁾、このクローンが太平洋に広く分布することが示唆された。Checker805と近縁なamoAクローンはスナモグリの生息分布密度が高い場所(H: 高密度帯)において90%程度の高い出現頻度を示したが、低密度帯では50%程度の出現率だったことから、富岡湾干潟のアンモニア酸化細菌群集は主にベータプロテオバクテリアから構成されるが、その多様性は低く、スナモグリの攪拌作用が強く、透水性が高い場所にChecker805タイプのアンモニア酸化細菌の集積される傾向が示された。



図(5)-15. スナモグリの分布密度と干潟表層堆積物粒子による酸素消費活性 (WOC-S) の逆相関関係



図(5)-16. 2012年の干潟堆積物における amoA 遺伝子の鉛直分布。横軸：1 ng 鋳型 DNA あたりの amoA コピー数，縦軸：1cm ごとの深度(5 cm まで)。

表(5)-2. 2012年に富岡干潟からクローン化された amoA 遺伝子

採集月	密度帯	巣穴の有無	深度 (cm)	全クローン数 (A)	優占的な近縁配列の名称	優占的な近縁配列クローンの出現数 (B)	出現頻度 (B/A)
4	H	B	1	16	A9	15	0.94
4	H	B	2	16	706-B30	11	0.69
4	H	NB	1	18	Checker 805	16	0.89
4	L	B	2	18	Checker 805	2	0.11
4	FP		1	30	Checker 805	24	0.80
8	H	B	1	10	Checker 805	9	0.90
8	H	NB	1	10	Checker 805	9	0.90
8	L	B	1	15	Checker 805	7	0.47
8	L	NB	1	32	Checker 805	14	0.44
8	FP		1	33	Checker 805	33	1.00
				全クローン数 = 198	Checker 805と近縁なクローン数 = 114		

このChecker 805と近縁なamoAクローンを標準遺伝子として、2012年の富岡干潟堆積物中のamoA遺伝子コピー数を定量したところ、スナモグリの分布密度や巣穴の有無、採集月によるコピー数の差異はなかったが (図(5)-16, ANOVA, $p > 0.1$)、表面と比べて深度3-4cm層において、やや高くな

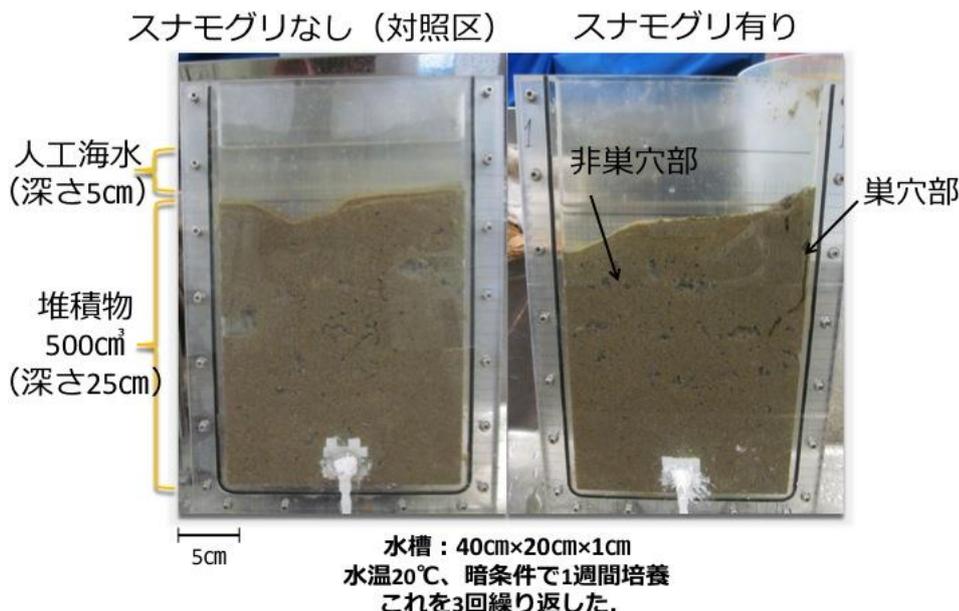
る傾向が示された (ANOVA, $p=0.094$)。

6) スナモグリ飼育下における堆積物上の細菌数

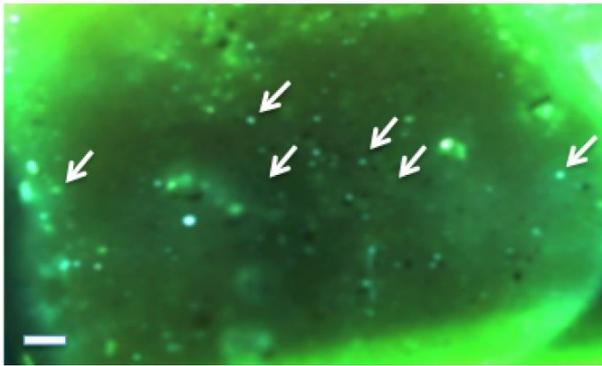
2013年に富岡湾干潟より採取したスナモグリを実験室内で1週間飼育し (図(5)-17)、その巣穴周囲と巣穴の無い部位の堆積物粒子を分取して顕微鏡観察したところ (図(5)-18)、スナモグリ巣穴近傍の堆積物粒子における細菌数は、非巣穴や対照区と比べて平均で5倍程度高く、有意に異なった (図(5)-19, Kruskal-Wallis 検定, $p=0.001$)。

また、巣穴と非巣穴部、および対象区の細菌群集構造をARISA手法で比較したところ (図(5)-20)、巣穴と非巣穴の群集の差は有意ではなかったが (ANOSIM, $R=0.212$, $p>0.05$)、巣穴と対象区の群集間では有意な差異が見出された (ANOSIM, $R=0.488$, $p<0.01$)。

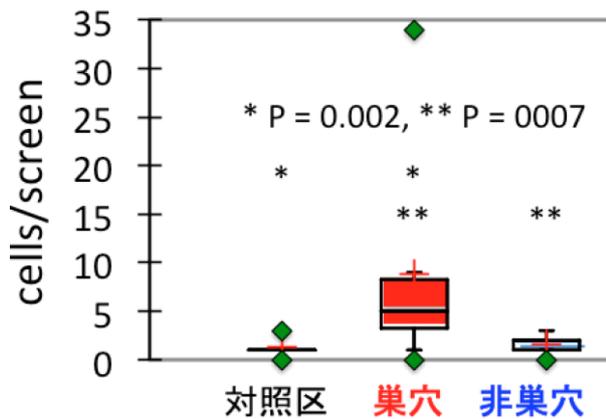
これらの結果は、スナモグリの巣穴を構成する砂粒上において、他の部位よりも多数の細菌が付着し、増殖していることを示すものであり、スナモグリの生物活動が堆積物細菌群集に対して、直接的な増殖促進作用をもつことを示している。また、微生物群集呼吸活性について調べたところ、巣穴近傍の試料では、砂粒周囲の水による酸素消費 (WOC-W) だけでなく、砂粒による酸素消費活性 (WOC-S) においても、還元物質による酸素消費への寄与が低下する傾向が示された。これは、スナモグリの巣穴近傍の砂粒上において、好気性細菌による酸素消費の寄与が高まることを意味しており、富岡湾干潟で見出された現象 (図(5)-15) とも合致する。amoA遺伝子を定量した結果でも、統計的に有意ではなかったが、巣穴の周囲でamoAのコピー数が他の部位よりも高くなる傾向が見出された。これらの結果は、スナモグリの活動によって、周囲の堆積物がより酸化的に維持されることを示唆している。さらに、細菌群集構造においても、対象区とは有意な差異が示され、スナモグリの巣穴環境は、周囲の細菌群集構造にも大きな影響を与えることが示された。



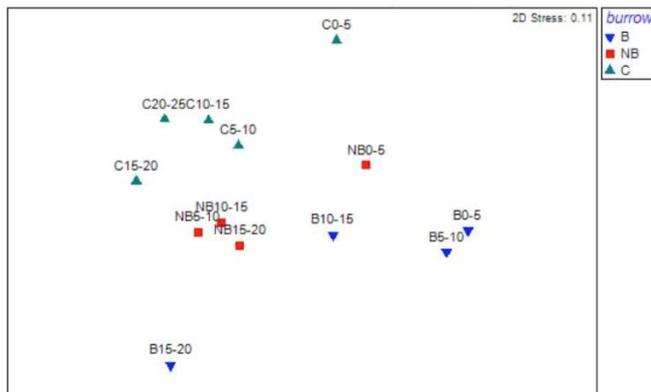
図(5)-17. 室内飼育水槽におけるスナモグリの巣穴形成の様子



図(5)-18. 室内で飼育したスナモグリの巣穴から採取した砂粒上の細菌細胞（DAPI染色後にUV励起した画像）。矢印の先端に多数の細胞が存在する。スケールバー=3 μ m



図(5)-19. 室内で飼育したスナモグリの巣穴周囲から採取した砂粒上の細菌数（顕微鏡観察時の1視野あたりの全細菌細胞数として表している）



図(5)-20. 室内で飼育したスナモグリの巣穴周囲の細菌群集構造のMDSプロット。
B:巣穴, NB:非巣穴, C:対照区, 記号の横の数値は深度 (cm) を表す。

5. 本研究により得られた成果

(1) 科学的意義

以下の1)～5)は、「3. 研究開発方法」及び「4. 結果及び考察」の(1)～(5)とそれぞれ対応している。

1) 玉置昭夫

海岸に棲む多くのベントスは浮遊幼生を内湾あるいは外海に放出し、それが一定の割合で成体の局所個体群に回帰することでメタ個体群を維持している。このとき、局所個体群は幼生の輸送によって連結されている。この連結構造（ネットワーク）を推定することが、重点的に保全すべき成体の生息場所（狭義の海洋保護区；例えば干潟）を抽出する基礎となる。推定の有力な方法として幼生輸送の数値実験があるが、海象・気象データセットのみならず、海岸線に沿った成体

個体群の大きさと分布、幼生の浮遊期間・水柱鉛直移動様式などの情報が充実していないと、実行は難しい。有明海湾口部～橘湾～天草灘におけるイボキサゴとスナモグリの個体群は、以上の条件を満たす数少ないケースのひとつであり、幼生輸送による局所個体群のネットワークを推定することができた。

海岸ベントスのうち、特に外海に幼生を放出するスナモグリのような種は、幼生の放出と回帰における輸送に大潮の強い流れを利用している。幼生の発育期間が大潮周期と一致していることは、野外水柱における幼生の生息深度の水温下で飼育することで実証した。さらに、飼育水温を変化させた実験により、海水温の上昇は幼生の発育期間を短縮させることで回帰率を下げ、個体群を衰退させる可能性があることを指摘した。

近年、世界の温帯域沿岸でエイ類の個体数が増加している。この増加は、餌ベントスの個体群凋落とそれに伴う群集の変化のみならず、海底の大規模基質攪拌を通じてその物理・化学的性状を著しく改変する。本研究の対象海域でも、今後このことを踏まえて干潟の保全策を考えなければならない。しかしこれまでエイ摂餌痕の空間分布を広範囲に捉えた研究は無かった。本研究は、有人・無人ヘリコプターによる11haの面積の空撮と地上調査、さらにその後の綿密な解析を実施することで、研究上の難点を克服し、エイによる基質攪拌量の空間分布を定量的に把握できた。

2) 鈴木利一

外海でプランクトンを食べて発育する海岸ベントス幼生の形態と行動は、生き残りや成体の生息地への回帰のために種の違いを越えて取れんしてきたと推察される。これには食物種の選択と摂餌方法が含まれる。スナモグリ幼生の口器や付属肢には、植物プランクトンを摂餌するのに適した構造が観察された。また、付属肢や水流の動きからも、ゾエア幼生が植物プランクトンを摂餌するのに適した動作が観察された。さらには、ゾエア幼生の消化管内容物からも、ゾエア幼生が植物プランクトンを頻りに摂餌していることが観察された。この様な結果から、スナモグリゾエア幼生は、幼生の期間中に浮遊する現場海域において、ほぼ恒常的に植物プランクトン（特に、珪藻プランクトン）を摂餌しており、草食性の性質がきわめて強いという結果が得られた。

濾過摂食行動時の水流を記録したビデオ映像を解析することにより、スナモグリゾエア幼生が有する濾過能力が明らかとなった。この濾過能力の値を用いて、現場海域で集めることができる餌の量を試算すると、ゾエア幼生の成長を支えるのに必要な餌量よりも餌収集量が小さくなる傾向が強くなっていた。幼生が出現する天草灘の夏期においては、スナモグリ幼生にとって餌不足の状況が頻りに出現し、この海域の餌生物（植物プランクトン）現存量の大小が、ゾエア幼生の生き残りを大きく左右する重要な要因であることが明らかになった。

これまで十脚甲殻類幼生を室内飼育する場合、ワムシやアルテミア・ノープリウスなど小型動物プランクトンを大量に給餌することが常法であった。このことから、幼生は野外でもカイアシ類などを食べる二次消費者であると推測されてきたが、実は一次消費者である可能性が高くなり、水界生態系像の変更を迫る知見が得られた。

3) 梅澤 有

スナモグリ幼生の主要な餌生物と考えられる植物プランクトンの生産を支える窒素、リンの起源として、硝酸の同位体比データを利用することにより、幼生の生息海域には、陸水・外洋底層

水、大気降水物などの多様な起源をもつ栄養塩が系外から新規に流入していることが分かった。また、新規の栄養塩の供給だけでなく、懸濁態有機物・溶存態有機物からの再生栄養塩量を明らかにしたことで、この海域が、栄養塩供給という点で、さらに頑強に支えられている安定した生態系であることを明らかにすることができた。気候変動が起きることで降水量が増減し、陸域や大気降水物由来の栄養塩流入量が増減したり、エスチュアリー循環や東シナ海の東側の沖縄トラフを北上する黒潮分岐流の強さの変化によって底層から貫入する底層水の量に変化するなど、栄養塩供給量には変化が生じたりすることになるが、本海域は、このような気候変動等の環境変化に対して、栄養塩供給の点で頑健性を維持する構造に恵まれていることが示唆された。

一般的な栄養段階の濃縮係数を用いた安定同位体比解析では、現場の生物・有機物の安定同位体比から餌資源を突き止めることが不可能であった。しかしながら、(1)バルク同位体比だけでなく、アミノ酸同位体比解析を組み合わせたこと、また、(2)飼育培養実験で丁寧に植物・動物プランクトン捕食時の濃縮係数の違いを明らかにしたこと、(3)生食食物連鎖だけでなく、デトリタスの寄与を仮定して、植物プランクトンの分解に伴う同位体比変動を明らかにしたことによって、現場のゾエア幼生が、植物プランクトンもしくは、その劣化有機物を利用して生息していることが、化学分析結果からも矛盾なく示すことができた。本研究の結果は、スナモグリ幼生だけでなく、他の十脚甲殻類の幼生や、カイアシ類などの動物プランクトンにも共通して起きている現象であることが想定され、低次生態系のメカニズム解明に大きく寄与する結果となった。

以上の結果は、保全施策の提言にあたって、対象海域全体を視野に入れるべきことにつながる。特に、「現在は1970年代と比べ脱富栄養化していること」に留意すべきことを示唆している。

4) 武田重信

夏季の橘湾奥部において、海底湧水由来の還元性化学物質の拡散は小浜沿岸域に限定されること、湾中央の海底に高密度水が滞留して貧酸素化することが明らかになった。スナモグリ幼生は湾内に広く分布し、成長段階後期の幼生も出現したことから、スナモグリ幼生の墓場仮説は否定された。湾奥部の還流や、高水温による成長促進と潮汐周期のずれが、幼生の干潟回帰を妨げている可能性が示唆された。

橘湾は、対象海域の中では特異な部分生態系であり、高い一次生産性を有する。スナモグリ幼生のように貧酸素耐性があれば、ベントス幼生の生残にはむしろ好条件に恵まれており、回帰時期を迎えた幼生が戻る場所を海岸に備えるならば、個体群の維持につながると期待される。わずかに存在する砂質干潟を保全する意義もここにある。

5) 和田 実

富岡湾干潟における細菌群集構造と環境因子の関係を解析したところ、高水温で堆積物の攪乱が少ない夏期は、干潟堆積物上において系統的に多様な細菌種の出現と定着を促すが、低水温かつ強く堆積物が攪拌される冬期には、堆積物粒子上の細菌種の一部は淘汰され、限られた種類が優占する傾向があると考えられた。また、干潟における浄化機能の評価に用いた指標のうち、堆積物粒子上の還元性物質による酸素消費活性がスナモグリの分布密度と有意な負の相関を示したことは、スナモグリによって表層堆積物が好氣的に保たれることを示すものであり、干潟の浄化機能においてスナモグリの果たす役割が大きいことを示唆している。多くの環境要因が複雑に関

わる野外環境において、スナモグリが堆積物中の細菌群集に与える影響を直接評価することは困難であるため、飼育実験によって潜在的な影響を定量化することを試みたところ、スナモグリの巣穴壁を構成する堆積物粒子には、非巣穴部分よりも有意に多くの細菌数が付着していた。この結果は、スナモグリの活動が、堆積物粒子における細菌の増殖を促進することを示す直接的な証拠の一つとなった。

スナモグリ類は強い基質攪拌作用を有する干潟ベントスの代表的な動物分類群である。タマシキゴカイ類、スナガニ類、ナマコ類、ギボシムシ類なども大型基質攪拌者である。本研究の結果により、これら大型ベントス個体群を保全することが干潟の浄化機能を強化するうえで有効であることが示唆された。富岡湾干潟では、底質の還元層の発達、大型アカエイの繰り返し摂餌によってスナモグリが減った場所（「4. 結果及び考察」の図(1)-16の区画1,2）で最も顕著であった。したがって、干潟の浄化機能を維持するためには、エイの進入を防ぐことが必要となるだろう。

（２）環境政策への貢献

<行政が既に活用した成果>

特に記載すべき事項はない。

<行政が活用することが見込まれる成果>

大項目 2、中項目（2）、小項目 2）「沿岸保全に関する観点の整理と保全施策の提言」では、[a]から[e]までの観点を示した。ここでは、これらの観点に対応した対象海域の保全施策について提言する。なお、5つの観点相互にまたがる研究結果が得られたので、整理・統合して以下に記す。

1）・3）・4）・5）は、「広義の海洋保護区」＝「対象海域全体（の生態系）の保全」に関わること、また、2）・3）・4）は、「狭義の海洋保護区」＝「個々の砂質干潟（とそこに存在するベントス群集）の保全」に関わることである。現在、環境省が進めている『重要海域』の抽出基準の作成に貢献できることを期待している。

1）対象海域全体が保全の価値がある（『重要海域』である）という認識を地域住民と共有する

本対象海域が栄養塩供給の点で頑健性を維持する構造を有している可能性が高いことにより、植物プランクトンなどの一次生産者、ベントス幼生やカイアシ類等の一次消費者が支えられ、さらにはボトムアップ過程を通じて、アジ・サバの一本釣り漁業やそれらを食べるミナミハンドウイルカのような観光資源も支えられていることになると考えられる（当地は全国有数のウオッチングサイト）。このような水界生態系の栄養構造に関する認識を地域住民と共有できるならば、本海域を『重要海域』として保全する意識を高めることに貢献すると期待される。

2）ベントス群集の種多様度あるいは生態系機能のどちらに重点を置くのかを決める

対象海域の砂質干潟では、スナモグリは巻貝のイボキサゴ・アサリなどの水産有用二枚貝を含むベントス群集の種多様度を下げる加害種である一方、干潟がもつ浄化機能（下水や流入河川から負荷される有機物の分解無機化）を強める生態系サービス種としても確認された。生物多様性と生態系機能のどちらに重点を置くのかによって、保全の対象種と干潟のセットも異なってくることになる。もちろん、ベントス群集によっては、両者が両立する場合もありうる。

3) 幼生輸送によるベントス個体群の連結構造に着目して保全対象となる重要干潟を抽出する

対象海域にあるすべての干潟を保全することが理想であるが、『重要性』の観点からランクづけせざるをえない場合もでてくる。このとき、干潟個体群の大きさ（干潟の大きさに依存する場合が多いだろう）についての現地調査、及び干潟個体群間の幼生の授受関係についての数値実験が有力な判断材料となる。スナモグリ個体群の場合は、幼生の浮遊期間は約1カ月であり、富岡湾干潟、天草下島の北東の角にある鬼池干潟、及び大矢野島の干潟が幼生の主要な結節点であった（「4. 結果及び考察」の図(1)-3）。これらは当地で卓越する潮流の主軸近傍にある地点群である。これらの主要干潟が残れば、島原半島南岸を含む他の海岸にある干潟個体群は、幼生の受給量は少なくとも維持できると推測される。特に、鬼池干潟は面積が小さく、4.2ha程度であるが¹⁾、幼生の受給量が最も多い中間の結節点であった。この干潟は約3倍の面積をもつ磯浜に囲まれており、これを砂地に転ずることができれば、スナモグリ成体個体群の大きさを拡大することが可能であろう。橘湾の海岸にある国崎半島に囲まれた砂質干潟は小規模であるが（図(序)-1参照）、スナモグリの回帰幼生の「受け皿」として保全すべき数少ない貴重な生息地の一つといえるだろう。

イボキサゴ個体群の場合は、一度絶滅した富岡湾干潟の個体群を復活させた幼生の供給源は天草下島の東海岸の干潟群であった（「4. 結果及び考察」の図(1)-6, 7）。このうち、南端の本渡干潟の個体群は最大数の幼生を供給する。しかし、幼生の放出時期が流れの弱い小潮時であり、浮遊期間が数日間しかないため、富岡湾にはわずかししか幼生が到達できない。そこで、経由地として、本渡干潟よりも北側にある佐伊津干潟のような小干潟も保全対象として重要になってくる。

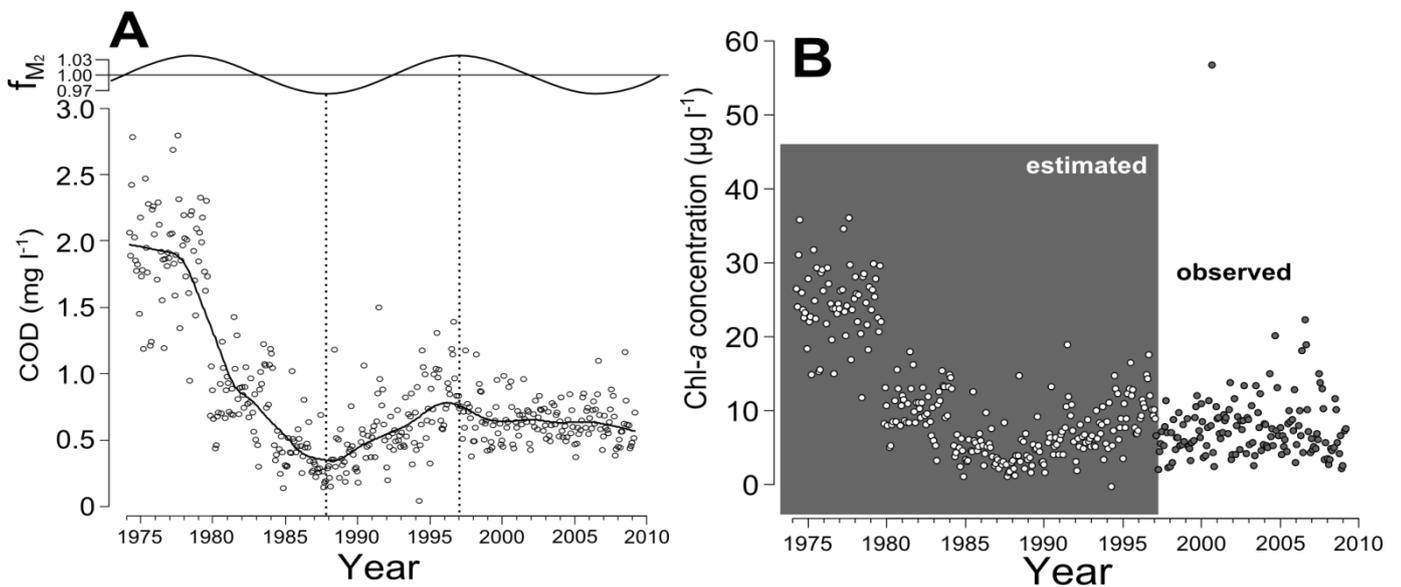
4) エイ類の個体数が著しく増えている最近の状況にどう対応すべきか

近年、対象海域～有明海湾奥部ではアカエイが著しく増えたが、ナルトビエイも増えている。前者は十脚甲殻類・魚類を主に食べるが、後者は水産有用種を含む二枚貝食である。そのため、ナルトビエイの食害を防ぐために、有明海では網で捕獲する駆除が行われてきた。その中にはアカエイも含む他の魚種も混獲され、海域生態系に与える影響も懸念される。アメリカ合衆国の北西岸の干潟では地撒き養殖のカキ類をコウモリエイなどの食害から守るため、以前から、柵を建てることで沖からのエイの進入を防いできた²⁾。もしこの方法を本海域に取り入れるならば、二点検討しなければならない。第一に、干潟ベントス群集の種多様度を高めたいのなら、スナモグリを摂食するアカエイの進入は放置しておけばよいが、スナモグリによる干潟の浄化機能を重視するのなら、排除すべきである。どちらの観点に依って立つのかをまずはっきりさせておく。第二に、柵を設けるとして、コスト面からどれ位の間隔で棒を並べるべきか検討する必要がある。富岡湾干潟のアカエイの場合、大型個体の進入が防げればスナモグリ個体群はあまり減らずにすむだろう。楕円状摂餌痕の面積頻度分布から、真円に変換したときの直径（体盤幅）が50 cm以上のエイ（G4-G6群）がこれに該当する（「4. 結果及び考察」の図(1)-10A）。そこで、棒の間隔は30～40 cmが妥当ということになる。この推論は、空撮によって多数の摂餌痕が一度に把握できたことで初めて可能となった。柵を使う方法はナルトビエイの影響軽減についても適用可能だろう。

5) 有明海が脱富栄養化している現状を踏まえて水産資源の保全に取り組む

本研究により、スナモグリ幼生は珪藻等の植物プランクトンを摂食する一次消費者である可能

性が高くなった。これはおそらく、多くの十脚甲殻類の幼生にもあてはまるだろう。また、干潟のスナモグリ類（ハルマンスナモグリ・ニホンスナモグリ）の成体にとっても、植物プランクトンは主要な食物源である^{3,4)}。これらのことは、アサリなどの水産有用二枚貝でもよく知られている。したがって、干潟ベントスの生物量を決定する環境収容力として、海域の植物プランクトン量に着目する必要がある。有明海の水柱の化学的酸素要求量（COD）の経年変化をみると、1970年代～1980年代初めに高かった値はその後、急落しており、海域は現在、脱富栄養化していることが分かる（図(結)-1A）⁵⁾。CODに対するクロロフィル a 濃度の一次回帰式を利用して得られた後者の推定値（1997年まで）と実測値（それ以降）の経年変化をみると、現在の植物プランクトン量に基づく環境収容力は、1970年代の1/4～1/3の水準にあると推定される（図(結)-1B）⁵⁾。1970年代末～1980年代初めに、有明海のアサリ漁獲量が全国一位に伸びたこと、スナモグリ類の個体数が急激に増えたことも海域の富栄養化が進行したことによると考えられる。上記の、現在の環境収容力は水塊がもつ上限値であり、個々の干潟ではアサリ等のほかスナモグリ類のような競合種にも振り向けられている^{5,6)}。有明海奥部～中央部では植物プランクトンと養殖ノリとの間の栄養塩をめぐる競合もある。海域の栄養塩濃度レベルをどこに設定するのかは、生態系管理の観点に立った水産資源の保全施策に組み込まれるべきであり、関係する各漁業協同組合、地域住民、各県と国の環境政策・水産政策・国土政策の決定者が連携して取り組む必要がある。また、かつてのようなアサリの高収穫量を願って、各漁業協同組合が管轄する個々の干潟に大きな地形改変を施すことも行われているが、環境収容力の限界は越えられないことも指摘しておきたい。



図(結)-1. A : 有明海の熊本県浅海定線調査22地点における水柱の化学的酸素要求量（COD）の経年変化（下の図）。点群を通る曲線はノンパラメトリック回帰曲線をあてはめたもの。上の図は、月の起潮力の18.6年周期の変化を表す。B : 同上、クロロフィル a 濃度の推定値と実測値をつなぎあわせたもの。A, Bは大項目5の文献5)のFig.8B, Dより改変。

6. 国際共同研究等の状況

特に記載すべき事項はない。

7. 研究成果の発表状況

(1) 誌上発表

<論文（査読あり）>

- 1) T. NAKANO, J. NASUDA, Y. AGATA, T. YURIMOTO, Y. MAENO, Y. NAKAMURA, F. YAMADA and A. TAMAKI: *Molluscan Research*, 32, 3, 159-176 (2012)
“Life history and population dynamics of the surf clam, *Mactra veneriformis* (Bivalvia: Mactridae), on an estuarine intertidal sandflat in western Kyushu, Japan”
- 2) A. TAMAKI, Y. SAITOH, J. ITOH, Y. HONGO, S. SEN-JU, S. TAKEUCHI and S. OHASHI: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 443, 90–113 (2013)
“Morphological character changes through decapodid-stage larva and juveniles in the ghost shrimp *Nihonotrypaea harmandi* from western Kyushu, Japan: clues for inferring pre- and post-settlement states and processes”
- 3) S. TAKEUCHI, Y. TAKAHARA, Y. AGATA, J. NASUDA, F. YAMADA and A. TAMAKI: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 448, 308–320 (2013)
“Response of suspension-feeding clams to natural removal of bioturbating shrimp on a large estuarine intertidal sandflat in western Kyushu, Japan”
- 4) T. SUZUKI, K. YAMAMOTO and T. NARASAKI: *Plankton and Benthos Research*, 8, 186–190 (2013)
“Predation pressure of *Noctiluca scintillans* on diatoms and thecate dinoflagellates off the western coast of Kyushu, Japan”
- 5) R. SOMIYA, T. SUZUKI and A. TAMAKI: *Journal of Crustacean Biology*, 34, 300–308 (2014)
“Mouthpart morphology and wild diet of zoeae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi* (Decapoda: Axiidea: Callinassidae)”
- 6) S. TAKEUCHI and A. TAMAKI: *Continental Shelf Research*, 84, 139–157 (2014)
“Assessment of benthic disturbance associated with stingray foraging for ghost shrimp by aerial survey over an intertidal sandflat”

<その他誌上発表（査読なし）>

- 1) 武田重信、田中大揮、高尾芳三、兼原壽生、長崎大学水産学部研究報告、93、33–39 (2012)
「長崎県橘湾における浅海底熱水系」
- 2) 武田重信、西海ブロック漁海況研報、21、1–6 (2014)
「東シナ海東部海域における栄養塩の動態と生物生産」

(2) 口頭発表（学会等）

- 1) 脇山真、小畑元、蒲生俊敬、武田重信、兼原壽生：2011年度日本地球化学会年会（2011）
「橘湾における船上分析法を用いた海水中の鉄(II)の測定」
- 2) 岡部宣章、蒲生俊敬、小畑元、川口慎介、武田重信：2011年度日本地球化学会年会（2011）
「海底熱水及び温泉水中のヨウ素の濃度と化学種の分析」

- 3) 小畑元、脇山真、蒲生俊敬、武田重信、迎雄一、兼原壽生：2011年度日本海洋学会秋季大会 (2011)
「表面海水および沿岸海水中の鉄(II)の船上分析」
- 4) A. Tamaki: Joint Meeting of the 59th Annual Meeting of Ecological Society of Japan & the 5th East Asian Federation of Ecological Societies International Congress, Shiga, Japan (2012)
“The mean dispersal distance of planktonic larvae is a meaningful concept for population ecology of marine benthos?”
- 5) 和田 実、浦川達行、玉置昭夫：平成 24 年度日本水産学会春季大会 (2012)
「天草・富岡湾干潟の底生動物の巣穴に棲む細菌群集解析」
- 6) 木山孔司、玉置昭夫、梅澤 有：2012年度日本海洋学会春季大会 (2012)
「栄養塩と画分別懸濁粒子の安定同位体比を用いたハルマンスナモグリ幼生の食物源の解明」
- 7) 田中大揮、武田重信、兼原壽生：2012年度日本海洋学会春季大会 (2012)
「長崎県橘湾における浅海底熱水噴出孔付近の堆積物の化学組成」
- 8) A. TAMAKI: 50th Estuarine, Coastal and Shelf Science Association Conference. Venice, Italy (2012)
“Closing a self-seeding loop by planktonic larvae of the intertidal ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in an estuary-coastal ocean setting in western Kyushu, Japan”
- 9) 宗宮 麗・斎藤悠子・本郷友一郎・鈴木利一・玉置昭夫：日本陸水学会第 77 回大会 (2012)
「ハルマンスナモグリ (甲殻類十脚目スナモグリ科) の浮遊幼生期における食性」
- 10) 武田重信：第97回対馬暖流系アジ・サバ・イワシ長期漁況海況予報会議、長崎 (2012)
「東シナ海東部海域における栄養塩の動態と生物生産」
- 11) T. URAKAWA, M. WADA and A. TAMAKI: International Symposium on "Biodiversity in Changing Coastal Waters of Tropical and Subtropical Asia". Amakusa, Japan (2012)
“Dynamics of bacterial community structure on intertidal sandflat inhabited by the ghost shrimp *Nihonotrypaea harmandi*”
- 12) 中野 善・竹内清治・本郷友一郎・玉置昭夫：日本生態学会・日本動物学会・日本植物学会九州地区会長崎支部会 2012 年度合同例会 (2012)
「幼生輸送を介した巻貝 (イボキサゴ) 局所個体群の連結性—数値流動モデルに基づいた天草の干潟保護区の提案」
- 13) 浦川達行・和田 実・玉置昭夫：平成 24 年度日本水産学会九州支部会 (2013)
「天草・富岡湾干潟の底生動物の巣穴に棲む細菌群集解析」
- 14) 小畑 元・金 泰辰・蒲生 俊敬・武田 重信・森井 康宏：2013 年度日本海洋学会秋季大会 (2013)
「長崎県橘湾における海水中の垂鉛の存在状態」
- 15) M. WADA, T. URAKAWA and A. TAMAKI: 9th International Conference on the Marine Biodiversity and Environmental Fisheries Science of the East China Sea. Keelung, Taiwan (2013)
“Dynamics of bacterial community structure on intertidal sandflats inhabited by the ghost shrimp *Nihonotrypaea harmandi*”
- 16) 竹内清治・高原佑典・安形仁宏・奈須田 潤・山田文彦・玉置昭夫：日本水産学会平成 25

年度秋季大会 (2013)

「白川河口干潟の植物プランクトン食ギルドー基質攪拌種の個体群縮小に伴う埋在性二枚貝の分布拡大」

- 17) 竹内清治・山田文彦・玉置昭夫：日本生態学会・日本動物学会・日本植物学会九州地区会長崎支部会 2013 年度合同例会 (2013)

「白川河口干潟に優占する埋在性二枚貝 3 種の個体群動態と潜砂行動特性の関係」

- 18) Y. UMEZAWA, A. TAMAKI, K. KIYAMA, D. HIRAMATSU, T. SUZUKI, R. SOMIYA, H. MATSUO, K. OKAMURA, C. YOSHIMIZU and I. TAYASU: Ocean Science Meeting, Honolulu, USA (2014)

"Food source and habitat conditions of the larvae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, estimated based on stable isotopes analysis of bulk and amino acids"

- 19) 竹内清治・玉置昭夫：第 61 回日本生態学会大会 (2014)

「天草の砂質干潟におけるアカエイの埋在性ベントスに対する捕食に伴う基質攪拌の空間的異質性」

- 20) 中野 善・玉置昭夫：第 61 回日本生態学会大会 (2014)

「砂質干潟に棲む十脚甲殻類 (ハルマンスナモグリ) の幼生の自己回帰率に及ぼす輸送・生残過程の影響：粒子追跡数値モデルによる解析」

- 21) 田中大揮・武田重信・宗宮麗・鈴木利一・梅澤 有・玉置昭夫：2014 年度日本海洋学会春季大会 (2014)

「長崎県橘湾における夏季の栄養塩環境と貧酸素水の形成過程」

(3) 出願特許

- 1) 山脇信博、吉村浩、森井康宏、木下宰、内田淳、武田重信、鈴木利一、梅澤有、山田弥知：「底部採水器」、実用新案登録第3181598号、平成25年1月23日

(4) シンポジウム、セミナー等の開催 (主催のもの)

- 1) 市民向け公開講演会「長崎をとりまく海の知られざる魅力：生物の生態、物質のうごき、漁業」(2011年12月3日、長崎大学総合教育研究棟多目的ホール、観客40名)

講演題目

1. はじめに：玉置昭夫 (5分)
2. 底生動物の浮遊幼生はどのように干潟と沖合を行き来しているか：玉置昭夫 (30分)
3. プランクトンと食物連鎖：鈴木利一 (30分)
4. 干潟の底生動物の巣穴に棲む微生物群集：和田 実 (30分)
5. 島原の海を育む栄養塩の起源：梅澤 有 (30分)
6. 橘湾の主要な漁業：松下吉樹 (長崎大学大学院水産・環境科学総合研究科) (30分)
7. 全体の質疑応答 (15分)

講演終了後、内容に対する満足度と難易度を問うアンケート調査を行った (5段階評価で5が最高)。満足度の結果の内訳は5から順に、55%、18%、18%、9%、0%であった。難易度の結果の内訳は5 (よく分かった) から順に、18%、36.5%、36.5%、0%、9%であった。自由記

述欄では特に、ベントス幼生輸送・栄養塩の動態・干潟ベントスの巣穴の微生物による有機物の分解の話が興味深かったというコメント、また、海水温上昇の影響予測・近年の漁獲量減少の原因・赤潮による漁業被害対策について詳しく知りたいという要望が書かれていた。

- 2) 市民向け公開講演会「天草の海に関する学術講演会」(2013年1月12日、熊本県天草郡苓北町立富岡公民館、観客20名)

講演題目

1. はじめに：玉置昭夫 (5分)
2. いま富岡の干潟はどうなっているのか？天草のほかの干潟とどのようなつながりをもっているのか？：玉置昭夫 (25分)
3. 干潟の動物が育む、干潟の浄化機能：和田 実 (25分)
4. 天草周辺海域のプランクトンと食物連鎖：鈴木利一 (25分)
5. 化学成分から探る天草海域の物質の動き：梅澤 有 (25分)
6. 橘湾小浜沖の海底湧水とプランクトンの関わり：武田重信 (25分)
7. 藻場の衰退がアワビに与える影響—藻場がなくてもアワビは生き残れるのか？：清本節夫 (水産総合研究センター西海区水産研究所) (25分)
8. 全体の質疑応答と対話 (本推進費アドバイザーの九州大学応用力学研究所・柳 哲雄教授から、「里海」の保全を実践している立場からのコメントもいただいた。) (50分)

参加者からの意見にはつぎのようなものがあった。(1) 近年の藻場の衰退は様々な影響を及ぼしている。魚種も変わってきている。これらの原因は海水温の上昇か？回復に向けてどのような対策が有効か？(2) この研究は有明海から天草灘までの「東西」軸を中心に進められているが、その間にある島・半島の河川流や栄養塩の、「南北」方向からの小規模流入の影響についてはどのように取り組むのか？(3) 「森を涵養すれば海が豊かになる」というのは、天草沿岸にもあてはまるのか？(4) 大陸からの越境汚染の影響はあるか？このほか、後日、参加した小学校教員から、「富岡干潟を自然教育の場に使っているので、講演内容は有益であった」というメッセージが寄せられた。

- 3) 市民向け公開講演会「橘湾・天草沿岸の環境と生物に関する学術講演会」(2014年3月8日、長崎県諫早市森山公民館、観客2名)

講演題目

1. はじめに：玉置昭夫 (5分)
2. 橘湾の海洋環境と小浜沖海底からの噴気現象：武田重信 (40分)
3. 長崎周辺海域のプランクトンと食物連鎖：鈴木利一 (30分)
4. 橘湾・天草沿岸の生物の幼生はどのように広がり戻ってくるのか：玉置昭夫 (40分)
5. 化学成分から地下水湧出や魚類・スナメリの摂餌生態を読み解く：梅澤 有 (30分)
6. 全体の質疑応答と対話 (20分)

参加者からの意見にはつぎのようなものがあった。(1) 食物連鎖を知るのに安定同位体解析が有効であることがよく分かった。(2) 高校理数科、科学館、こどもの城などの職員の方にも講演会の呼びかけをしたほうがよい。

(5) マスコミ等への公表・報道等

特に記載すべき事項はない。

(6) その他

特に記載すべき事項はない。

8. 引用文献

以下は、大項目（及び中項目）ごとに文中につけた通し番号に対応するものである。

「2. 研究開発目的」

- 1) 玉置昭夫：シリーズ共生の生態学7「棲み場所の生態学」, 129-171, 竹門康弘（編）, 平凡社, 東京（1995）
「スナモグリ類による棲み場所の性状改変とベントス群集への影響」
- 2) 玉置昭夫：「群集生態学の現在」, 301-326, 佐藤宏明・山本智子・安田弘法（編）, 京都大学学術出版会, 京都（2001）
「メタ群集の構築過程と時空間スケールの重要性—砂質干潟ベントス群集」
- 3) E. FLACH and A. TAMAKI: “Ecological Comparisons of Sedimentary Shores”, 149-171, In: K. REISE (ed.), Springer, Berlin (2001)
“Competitive bioturbators on intertidal sand flats in the European Wadden Sea and Ariake Sound in Japan”
- 4) 玉置昭夫：「天草の渚—浅海性ベントスの生態学」, 2-32, 菊池泰二（編）, 東海大学出版会, 神奈川（2006）
「砂質干潟のベントス群集—天草の海辺から有明海へ」
- 5) 玉置昭夫：シリーズ群集生態学5「メタ群集と空間スケール」, 87-111, 大串隆之・近藤倫生・野田隆史（編）, 京都大学学術出版会, 京都（2008）
「局所群集からメタ群集を組み立てる—海洋ベントスから考える」
- 6) A. TAMAKI, A. NAKAOKA, A. MAEKAWA and F. YAMADA: Estuarine, Coastal and Shelf Science, 78, 727-738 (2008)
“Spatial partitioning between species of the phytoplankton-feeding guild on an estuarine intertidal sand flat and its implication on habitat carrying capacity”
- 7) 山口敦子：板鰓類研究会報, 41, 8-12 (2005)
「有明海におけるエイ類の漁獲量変動について」
- 8) M.R. HEITHAUS, A. FRID, J.J. VAUDO, B. WORM and A.J. WIRSING: “Sharks and Their Relatives II”, 611-637, In: J.C. CARRIER, J.A. MUSICK and M.R. HEITHAUS (eds.), CRC Press, Boca Raton. (2010)
“Unraveling the ecological importance of elasmobranchs”
- 9) S. TAKEUCHI, Y. TAKAHARA, Y. AGATA, J. NASUDA, F. YAMADA and A. TAMAKI: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 448, 308-320 (2013)
“Response of suspension-feeding clams to natural removal of bioturbating shrimp on a large estuarine

intertidal sandflat in western Kyushu, Japan”

- 10) S. MANDAL, A. TAMAKI, A. OHASHI, S. TAKEUCHI, A. AGATA, Y. TAKAHARA, Y. HARADA and F. YAMADA: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 389, 18–37 (2010)
“How newly recruited cohorts are formed in the trochid gastropod population (*Umbonium moniliferum*) on an intertidal sandflat in western Kyushu, Japan”
 - 11) A. TAMAKI and S. MIYABE: *Journal of Crustacean Biology*, 20 (Spec. no. 2), 182–191 (2000)
“Larval abundance patterns for three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) along an estuary-to-open-sea gradient in western Kyushu, Japan”
 - 12) A. TAMAKI, S. MANDAL, Y. AGATA, I. AOKI, T. SUZUKI, H. KANEHARA, T. AOSHIMA, Y. FUKUDA, H. TSUKAMOTO and T. YANAGI: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86, 125–136 (2010)
“Complex vertical migration of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in inner shelf waters of western Kyushu, Japan”
 - 13) A. TAMAKI, Y. SAITOH, J. ITOH, Y. HONGO, S. SEN-JU, S. TAKEUCHI and S. OHASHI: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 443, 90–113 (2013)
“Morphological character changes through decapodid-stage larva and juveniles in the ghost shrimp *Nihonotrypaea harmandi* from western Kyushu, Japan: clues for inferring pre- and post-settlement states and processes”
 - 14) T. YANAGI: “Treatise on Estuarine and Coastal Science, vol. 11”, 205–226, In: H.H. KREMER and J.L. PINCKNEY (eds.), Elsevier-Academic Press, Amsterdam (2011)
“11.09: Integrated management in the Seto Inland Sea, Japan”
- 「3. 研究開発方法：（1）玉置昭夫」
- 1) 塚本秀史：「コンピュータによる拡散方程式の演習」，（有）公害研究対策センター，東京（2004）
 - 2) K. MATSUMOTO, T. TAKANEZAWA and M. OOE: *Journal of Oceanography*, 56, 567-581 (2000)
“Ocean tide models developed by assimilating TOPEX/POSEIDON altimeter data into hydrodynamic model: a global model and a regional model around Japan”
 - 3) 岡田正実：「海洋大事典」，353–356, 和達清夫（監修），東京堂出版，東京（1987）
「潮汐の予報」
 - 4) 長崎県水産試験場：「平成6年度漁況海況予報事業結果報告書」，第72号，長崎県，長崎（1995）
「五島灘並びにその周辺調査」
 - 5) 柳 哲雄：「海洋観測データの処理法」，恒星社厚生閣，東京（1993）
 - 6) 井口正男：「漂砂と流砂の水理学」，古今書院，東京（1975）
 - 7) A. TAMAKI, Y. SAITOH, J. ITOH, Y. HONGO, S. SEN-JU, S. TAKEUCHI and S. OHASHI: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 443, 90–113 (2013)
“Morphological character changes through decapodid-stage larva and juveniles in the ghost shrimp *Nihonotrypaea harmandi* from western Kyushu, Japan: clues for inferring pre- and post-settlement states and processes”
 - 8) A. TAMAKI, S. MANDAL, Y. AGATA, I. AOKI, T. SUZUKI, H. KANEHARA, T. AOSHIMA, Y. FUKUDA, H. TSUKAMOTO and T. YANAGI: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86, 125–136

(2010)

“Complex vertical migration of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in inner shelf waters of western Kyushu, Japan”

- 9) 長崎県総合水産試験場：「平成20年度資源管理に必要情報提供事業結果報告書」, 第86号, 長崎県, 長崎 (2009)

「五島灘並びにその周辺調査」

- 10) S. MANDAL, A. TAMAKI, A. OHASHI, S. TAKEUCHI, A. AGATA, Y. TAKAHARA, Y. HARADA and F. YAMADA: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 389, 18–37 (2010)

“How newly recruited cohorts are formed in the trochid gastropod population (*Umbonium moniliferum*) on an intertidal sandflat in western Kyushu, Japan”

- 11) E. FLACH and A. TAMAKI: “Ecological Comparisons of Sedimentary Shores”, 149–171, In: K. REISE (ed.), Springer, Berlin. (2001)

“Competitive bioturbators on intertidal sand flats in the European Wadden Sea and Ariake Sound in Japan”

- 12) R CORE TEAM: R: a language and environment for statistical computing (2012)

- 13) B.J. WORTON: *Ecology*, 70, 164–168 (1989)

“Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies”

- 14) E.J. PEBESMA: *Computational Geosciences*, 30, 683–691 (2004)

“Multivariable geostatistics in S: the gstat package”

- 15) QUANTUM GIS DEVELOPMENT TEAM: Quantum GIS geographic information system (2012)

「3. 研究開発方法：(2) 鈴木利一」

- 1) 谷口 旭：「海洋プランクトン」, 117–235, 元田 茂 (編), 東海大学出版会, 東京 (1975)
「動物プランクトンの生産生態」

- 2) I. VALIELA: *Marine Ecological Processes*. Springer, New York. (1995)

- 3) K. KONISHI, Y. FUKUDA and R. QUINTANA: “Crustaceans and the Biodiversity Crisis: Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, 1998, vol. 1”, 781–804, In: F. SCHRAM and J.C. von VAUPEL KLEIN (eds.), Brill, Leiden. (1999)

“The larval development of the mud burrowing shrimp *Callinassa* sp. under laboratory conditions (Decapoda, Thalassinidea, Callinassidae)”

「3. 研究開発方法：(3) 梅澤 有」

- 1) R.F. WEISS: *Deep Sea Research*, 17, 721–735 (1970)

“The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater”

- 2) 塩川麻保：平成20年度長崎大学水産学部卒業論文 (2009)

「有明海の栄養塩分布に外海水が及ぼす影響」

- 3) M. SIGMAN, K.L. CASCIOTTI, M. ANDREANI, C. BARFORD and M. GALANTER: *Analytical Chemistry*, 73, 4145–4153 (2011)

“A bacterial method for the nitrogen isotopic analysis of nitrate in seawater and freshwater”

- 4) K.L. CASCIOTTI, D.M. SIGMAN, M.G. HASTINGS, J.K. BÖHLKE and A. HILKERT: *Analytical Chemistry*, 74, 4905–4912 (2002)

“Measurement of the oxygen isotopic composition of nitrate in seawater and freshwater using denitrifier method”

- 5) J. GRANGER, D.M. SIGMAN, M.G. PROKOPENKO, M.F. LEHMANN and P.D. TORTELL: *Limnology Oceanography Methods*, 4, 205–212 (2006)

“A method for nitrite removal in nitrate N and O isotope analyses”

- 6) F. AZAM and F. MALFATTI: *Nature Reviews Microbiology*, 5, 782–791 (2007)

“Microbial structuring of marine ecosystems”

- 7) E.B. KUJAWiNSKI: *Annual Review of Marine Science*, 3, 567–599 (2011)

“The impact of microbial metabolism on marine dissolved organic matter”

- 8) A. TAMAKI, S. MANDAL, Y. AGATA, I. AOKI, T. SUZUKI, H. KANEHARA, T. AOSHIMA, Y. FUKUDA, H. TSUKAMOTO and T. YANAGI: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86, 125–136 (2010)

“Complex vertical migration of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in inner shelf waters of western Kyushu, Japan”

「3. 研究開発方法：（5）和田 実」

- 1) M. WADA, S. SUZUKI, T. NARA, Y. UMEZAWA, M. SHIMANAGA, K. MATSUOKA and H. NAKATA: *Journal of Oceanography*, 68, 857–867 (2012)

“Microbial community respiration and structure of dead zone sediments of Omura Bay, Japan”

- 2) K.R. KLARKE and M. AINSWORTH: *Marine Ecology Progress Series*, 92, 205–219 (1993)

“A method of linking multivariate community structure to environmental variables”

「4. 結果及び考察：（1）玉置昭夫」

- 1) A. TAMAKI, S. MANDAL, Y. AGATA, I. AOKI, T. SUZUKI, H. KANEHARA, T. AOSHIMA, Y. FUKUDA, H. TSUKAMOTO and T. YANAGI: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86, 125–136 (2010)

“Complex vertical migration of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in inner shelf waters of western Kyushu, Japan”

- 2) B.J. TILLET, I.R. TIBBETTS and D.L. WHITEHEAD: *Journal of Fish Biology*, 73, 1554–1561 (2008)

“Foraging behavior and prey discrimination in the bluespotted maskray *Dasyatis kuhlii*”

- 3) M.J. AJEMIAN and S.P. POWERS: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 439, 119–128 (2013)

“Foraging effects of cownose rays (*Rhinoptera bonasus*) along barrier islands of the northern Gulf of Mexico”

- 4) S. TAKEUCHI, Y. TAKAHARA, Y. AGATA, J. NASUDA, F. YAMADA and A. TAMAKI: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 448, 308–320 (2013)

“Response of suspension-feeding clams to natural removal of bioturbating shrimp on a large estuarine intertidal sandflat in western Kyushu, Japan”

「4. 結果及び考察：（2）鈴木利一」

- 1) 伊藤克彦：日本プランクトン学会報, 17, 1–10 (1970)

「口部付属肢の形態からみた橈脚類の食性に関する一考察」

- 2) 谷口 旭：「海洋プランクトン」, 117-235, 元田 茂（編）, 東海大学出版会, 東京（1975）
「動物プランクトンの生産生態」

「4. 結果及び考察：（3）梅澤 有」

- 1) 塩川麻保：平成20年度長崎大学水産学部卒業論文(2009)
「有明海の栄養塩分布に外海水が及ぼす影響」
- 2) R. SUGIMOTO, A. KASAI, T. MIYAJIMA and K. FUJITA: *Continental Shelf Research*, 29, 1678-1688 (2009)
“Transport of oceanic nitrate from the continental shelf to the coastal basin in relation to the path of the Kuroshio”
- 3) K. SUGIMATSU and A. ISOBE: *Journal of Oceanography*, 66, 191-199 (2010)
“Intrusion of Kuroshio-derived bottom cold water into Osaka Bay and its possible cause”
- 4) Y. UMEZAWA, A. YAMAGUCHI, J. ISHIZAKA, T. HASEGAWA, C. YOSHIMIZU, I. TAYASU, H. YOSHIMURA, Y. MORII, T. AOSHIMA and N. YAMAWAKI: *Biogeosciences*, 11, 1297-1317 (2014)
“Seasonal shifts in the contributions of the Changjiang River and the Kuroshio Current to nitrate dynamics in the continental shelf of the northern East China Sea based on a nitrate dual isotopic composition approach”
- 5) S.C. TRIPATHY, J. ISHIZAKA, T. FUJIKI, T. SHIBATA, K. OKAMURA, T. HOSAKA and T. SAINO: *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87, 163-173 (2010)
“Assessment of carbon- and fluorescence-based primary productivity in Ariake Bay, southwestern Japan”
- 6) M. MINAGAWA and E. WADA: *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1135-1140 (1984)
“Stepwise enrichment of N-15 along food-chains – further evidence and the relation between delta-N-15 and animal age”
- 7) T.S. ADAMS and R.W. STERNER: *Limnology and Oceanography*, 45, 601-607 (2000)
“The effect of dietary nitrogen content on trophic level 15N enrichment”
- 8) Y. CHIKARAISHI, N. OGAWA, Y. KASHIYAMA, Y. TAKANO, H. SUGA, A. TOMITANI, H. MIYASHITA, H. KITAZATO and N. OHKOUCHI: *Limnology and Oceanography Method*, 7, 740-750 (2009)
“Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids”
- 9) R. SOMIYA, T. SUZUKI and A. TAMAKI: *Journal of Crustacean Biology*, 34, 300-308 (2014)
“Mouthpart morphology and wild diet of zoeae of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi* (Decapoda: Axiidea: Callianassidae)”

「4. 結果及び考察：（4）武田重信」

- 1) Y. SAKO, K. TAKAI, Y. ISHIDA and Y. KATAYAMA: *International Journal of Systematic Bacteriology*, 46, 1099-1104 (1996)
“*Rhodothermus obamensis* sp. nov., a modern lineage of extremely thermophilic marine bacteria”
- 2) K. TAKAI and Y. SAKO: *FEMS Microbiology Ecology*, 28, 177-188 (1999)
“A molecular view of archaeal diversity in marine and terrestrial hot water environments”

- 3) 財団法人海中公園センター：海中公園センター調査報告，28頁，長崎県小浜町（1972）
「小浜海中公園学術調査及び利用計画」
- 4) 長崎県：平成14年度地震関係基礎調査交付金成果報告書，242頁，長崎県（2003）
「雲仙活断層群に関する調査」
- 5) 玉井一寿・井上尚文・近藤正人：橘湾をモデルとした海況および魚群分布調査報告，水産庁西海区水産研究所，69-91（1970）
「橘湾の流況」
- 6) 桑野雪延：長崎水産試験場報告，3，120-125（1976）
「橘湾におけるカタクチイワシ漁況と海況に関する一考察」
- 7) M. NOGAMI, T. MATSUNO, T. NAKAMURA and T. FUKUMOTO: Journal of Oceanography, 56, 319-329（2000）
“Estimation of oxygen consumption rate using T-DO diagram in the benthic layer of Omura Bay, Kyushu, Japan”
- 8) T. OCHI and H. TAKEOKA: Journal of Oceanography, 42, 1-11（1986）
“The anoxic water mass in Hiuti-Nada Part I, Distribution of the anoxic water mass”
- 9) 浜田七郎：橘湾をモデルとした海況および魚群分布調査報告，水産庁西海区水産研究所，33-36（1970）
「橘湾における堆積物の有機物分布」
- 10) A. TAMAKI and S. MIYABE: Journal of Crustacean Biology, 20 (Spec. no. 2), 182-191（2000）
“Larval abundance patterns for three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) along an estuary-to-open-sea gradient in western Kyushu, Japan”
- 11) A. TAMAKI, S. MANDAL, Y. AGATA, I. AOKI, T. SUZUKI, H. KANEHARA, T. AOSHIMA, Y. FUKUDA, H. TSUKAMOTO and T. YANAGI: Estuarine, Coastal and Shelf Science, 86, 125-136（2010）
“Complex vertical migration of the ghost shrimp, *Nihonotrypaea harmandi*, in inner shelf waters of western Kyushu, Japan”
- 12) D. EERKES-MEDRANO, B.A. MENGE, C. SISLAK and C.J. LANGDON: Marine Ecology Progress Series, 478, 139-151（2013）
“Contrasting effects of hypoxic conditions on survivorship of planktonic larvae of rocky intertidal invertebrates”

「4. 結果及び考察：（5）和田 実」

- 1) A.F. D'ANDREA and T.H. DEWITT: Limnology and Oceanography, 54, 1911-1932（2009）
“Geochemical ecosystem engineering by the mud shrimp *Upogebia pugettensis* (Crustacea: Thalassinidea) in Yaquina Bay, Oregon: Density-dependent effects on organic matter remineralization and nutrient cycling”
- 2) A. GOBET, S.I. BÖER, S.M. HUSE, J.E.E. VAN BEUSEKOM, C. QUINCE, M.L. SOGIN, A. BOETIUS et al.: The ISME Journal, 6, 542-553（2012）
“Diversity and dynamics of rare and of resident bacterial populations in coastal sands”
- 3) A. RUSCH and E. GAIDOS: Geobiology, 11, 472-484（2013）

“Nitrogen-cycling bacteria and archaea in the carbonate sediment of a coral reef”

「5. 本研究により得られた成果：（2）環境政策への貢献」

- 1) A. TAMAKI and K. HARADA: CRUSTACEAN RESEARCH, 34, 65–86 (2005)
 “Alongshore configuration and size of local populations of the callinassid shrimp *Nihonotrypaea harmandi* (Bouvier, 1901) (Decapoda: Thalassinidea) in the Ariake-Sound estuarine system, Kyushu, Japan”
- 2) E.F. RICKETTS, J. CALVIN and J.W. HEDGPETH (revised by D.W. PHILLIPS), 291–296, Between Pacific Tides, Fifth edition, Stanford University Press, Stanford (1985)
- 3) H. YOKOYAMA, A. TAMAKI, A. KOYAMA, Y. ISHIHI, K. SHIMODA and K. HARADA: Marine Ecology Progress Series, 304, 101–116 (2005)
 “Isotopic evidence for phytoplankton as a major food source for macrobenthos on an intertidal sandflat in Ariake Sound, Japan”
- 4) K. SHIMODA, Y. ARAMAKI, J. NASUDA, H. YOKOYAMA, Y. ISHIHI and A. TAMAKI: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 342, 292–312 (2007)
 “Food sources for three species of *Nihonotrypaea* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae) from western Kyushu, Japan, as determined by carbon and nitrogen stable isotope analysis”
- 5) S. TAKEUCHI, Y. TAKAHARA, Y. AGATA, J. NASUDA, F. YAMADA and A. TAMAKI: Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 448, 308–320 (2013)
 “Response of suspension-feeding clams to natural removal of bioturbating shrimp on a large estuarine intertidal sandflat in western Kyushu, Japan”
- 6) A. TAMAKI, A. NAKAOKA, H. MAEKAWA and F. YAMADA: Estuarine, Coastal and Shelf Science, 78, 727–738 (2008)
 “Spatial partitioning between species of the phytoplankton-feeding guild on an estuarine intertidal sand flat and its implication on habitat carrying capacity”

Study on Tidal-flat Benthic Communities and Ecosystem Functions for the Conservation of Amakusa and Shimabara Shores, Western Kyushu, Japan

Principal Investigator: Akio TAMAKI

Institution: Nagasaki University
Graduate School of Fisheries Science and Environmental
Studies, Nagasaki University, Bunkyo-machi 1-14,
Nagasaki 852-8521, JAPAN
Tel: +81-95-819-2856 / Fax: +81-95-819-2799
E-mail: tamaki@nagasaki-u.ac.jp

[Abstract]

Key Words: Tidal flat, Benthos, Species richness, Mineralization function, Conservation

The conservation target of this study was intertidal sandflats along the shoreline and its offshore waters of the area from the mouth of Ariake Sound to Amakusa-Nada (coastal ocean) in Kyushu. Important sandflats were selected based on different viewpoints. The sandflat benthic community is dominated by the decapod ghost shrimp, a powerful bioturbator of sediment. The shrimp is known to cause the local extinction of a gastropod, another dominant species, and associated ones, leading to lower species richness. By contrast, it was demonstrated that the ghost shrimp has a potential to enhance mineralization of organic matter by oxidizing the sediment and stimulating growth of aerobic bacteria. Recently, stingrays have increased considerably, intruding sandflats to form numerous pits and prey on ghost shrimps. Conducting an aerial survey over two consecutive dates, the excavation rates per day were estimated at 2% in area and 0.8 l m^{-2} in volume. The possible top-down effects of stingray predation include the recovery of gastropod local populations and lowered organic-matter mineralization rates. The ghost shrimp and the gastropod release planktonic larvae with pelagic durations of 4 weeks and several days, respectively. The larval transport process affects the connectivity of local populations and their dynamics. Using numerical simulations for the larval transport, the donor–recipient relationship among local populations was estimated for each species. Sets of sandflats that can be important for metapopulation persistence were different between the two species, though with some overlaps. The duration of larvae may be shortened by future seawater temperature rise, inducing a mismatch in their final return time in phase with the tidal cycle. Generally, larvae with long planktonic durations are planktotrophic. Combined analyses of mouthpart morphology, gut contents, and stable isotopes for ghost shrimp larvae demonstrated that they belonged to the first-consumer trophic level, filtering planktonic diatoms. It was also shown that the supply of nutrients from Ariake

Sound, the East China Sea, and the bottom waters of the shelf would support stable primary production and the subsequent bottom-up process in the Ariake Sound to Amakusa-Nada water area. To the north of this lies Tachibana Bay, a circulating residual current area with high primary productivity. Reduced chemical substances effluent from the seabed hot-spring spots and hypoxic bottom waters were supposed to be lethal to benthic larvae, but it was not true for ghost shrimp larvae. Conserving a few intertidal sandflats along the shoreline of the bay would help maintain its population.